

BERICHTE
aus dem
INSTITUT FÜR MEERESKUNDE
an der
CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT KIEL

DOI 10.3289/IFM_BER_242

Nr. 242

1993

BIO-C-FLUX

Biologischer Kohlenstofffluß in der bodennahen
Wasserschicht des küstenfernen Ozeans

Abschlußbericht für den Förderzeitraum
1.1. 1990 - 31.12. 1992

Herausgegeben von

O. Pfannkuche, G. Rheinheimer & H. Thiel

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden:
Institut für Meereskunde an der Universität Kiel
— Bibliothek —
Düsternbrooker Weg 20
D-24105 Kiel

ISSN 0341 - 8561

Das Projekt BIO-C-FLUX wurde mit Unterstützung des Bundesministers für Forschung und Technologie (Förderkennzeichen 03F0565A/03F0566A) von der Universität Hamburg und dem Institut für Meereskunde an der Universität Kiel gemeinsam durchgeführt.

INHALTSVERZEICHNIS

1	VORWORT	1
2	DANK	2
3	EINLEITUNG	3
4	ARBEITSGEBIETE, ARBEITSSTRATEGIE UND EXPEDITIONEN	5
5	BERICHTE UND ERGEBNISSE AUS DER ARBEITSGRUPPE BENTHOPELAGIAL UND PLANKTON	8
5.1	Benthopelagische Fauna und Megabenthos: Verlauf der Arbeiten B. Christiansen	8
5.2	Megafauna und benthopelagisches Nekton: Regionale Unterschiede zwischen JGOFS-Stationen des Nordostatlantiks B. Christiansen & H. Thiel	10
5.3	Abundanzabschätzung von Megafauna mit visuellen Methoden am Beispiel Sognefjord B. Christiansen	20
5.4	Zooplankton des Sognefjords: vorläufige Ergebnisse zur Vertikalverteilung B. Christiansen & R. Koppelman	24
5.5	Erfahrungen mit dem IHF-Video- und Fototrawl B. Christiansen	28
5.6	Struktur, Biomasse und Kohlenstoffbedarf der benthopelagischen Fauna in der Tiefsee des NO-Atlantiks B. Christiansen, W. Beckmann & H. Weikert	30
5.7	Lichtmikroskopische Untersuchungen zur Zusammensetzung von Phytodetritus aus der Wassersäule R. Koppelman	34
5.8	Zooplanktonverteilung in der freien Wassersäule und im bodennahen Bereich des NO-Atlantiks R. Koppelman, W. Beckmann & H. Weikert	39
	Vertikalverteilung des Zooplanktons im BIOTRANS-Gebiet	39
	Faunistische Strukturen	42
6	BERICHTE UND ERGEBNISSE AUS DER ARBEITSGRUPPE BENTHOS	51
6.1	Standing stock, Aktivität und Respirationsraten des Tiefseebenthos im NO-Atlantik O. Pfannkuche	51
6.1.1	Einleitung	51
6.1.2	Methoden	53
6.1.3	Ergebnisse	56
	Sedimentstruktur der Probenorte	56
	Chloroplastische Pigmente	57

	Ratenmessungen	72
6.1.4	Zusammenfassung und Diskussion	72
6.2	Benthische Reaktionen auf die Sedimentation von Phytodetritus - Die BIOTRANS-Station im Jahr 1992	79
	O. Pfannkuche, K. Lochte & A. Boetius	
7	BERICHTE UND ERGEBNISSE AUS DER ARBEITSGRUPPE MIKROBIOLOGIE	90
7.1	Mikrobiologische Untersuchungen im norwegischen Sognefjord	90
	K. Poremba, K. Lochte & G. Rheinheimer	
7.1.1	Methoden	90
	Probennahme	90
	Bakterienzahl, Zellvolumen und Biomasse	91
	Mikrobielle Aktivität	93
7.1.2	Ergebnisse und Diskussion	93
7.1.3	Zusammenfassung	99
7.2	Mikrobielle Abundanz und Aktivität im Sediment und bodennahem Wasser	100
	K. Poremba, K. Lochte & G. Rheinheimer	
7.2.1	Methoden	101
	Probennahme	101
	Bakterienzahl, Zellvolumen und Biomasse	102
	Mikrobielle Aktivität	102
7.2.2	Geographische Unterschiede in mikrobieller Aktivität	103
	Zusammenfassung	110
7.2.3	Saisonale Unterschiede in der mikrobiellen Abundanz und Aktivität im BIOTRANS-Gebiet (47°N/19°W)	110
	Mikrobielle Abundanz	111
	Charakterisierung und Lokalisierung der mikrobiellen Abbauprozesse	114
	Simulation des mikrobiellen Abbaus von Phytodetritus	116
	Bakterielle Biomasseproduktion	118
	Anpassung der mikrobiellen Gemeinschaft an erhöhten Umgebungsdruck	120
	Stickstoff-Metabolismus im Sediment	124
	Modellierung der mikrobiellen Stoffflüsse im Sediment	125
	Zusammenfassung	127

1 VORWORT

Der vorliegende Bericht beschreibt biologische Untersuchungen der bodennahen Wasserschicht in der Tiefsee des Nordost-Atlantiks, die vom Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft der Universität Hamburg, Arbeitsgruppe Biologische Ozeanographie, und vom Institut für Meereskunde an der Universität Kiel, Abteilung Marine Mikrobiologie, mit Unterstützung des Bundesministers für Forschung und Technologie durchgeführt worden sind. Das Vorhaben trägt die Bezeichnung BIO-C-FLUX - Biologischer Kohlenstofffluß in der bodennahen Wasserschicht des küstenfernen Ozeans.

Die Arbeitsgruppe BIO-C-FLUX bestand

- in Hamburg aus den Wissenschaftlern Prof. Dr. H. Thiel, Dr. B. Christiansen, Dipl. Biol. W. Beckmann, Dipl. Biol. R. Koppelman, Dr. H. Weikert, dem Ingenieur V. Nuppenau und den Technischen Assistentinnen B. Berghahn, G. Gauger, K. Lampe und S. Peter;
- in Kiel aus den Wissenschaftlern Prof. Dr. G. Rheinheimer, Dr. K. Lochte, Dr. O. Pfannkuche, Dr. K. Poremba und der Technischen Assistentin K. Jeskulke.

Die Projektförderung erstreckte sich über den Zeitraum 1. Januar 1990 bis 31. Dezember 1992. Der vorliegende Bericht schildert den Projektablauf, die Untersuchungsmethoden und die gewonnenen Erkenntnisse. Die Untersuchungen wurden als BIO-C-FLUX für den Zeitraum vom 1. 1. 1990 - 31.12. 1992 vom Bundesminister für Forschung und Technologie gefördert (Förderkennzeichen 03F0565A / 03F0566A). BIO-C-FLUX wird in der Verlängerung seit dem 1. 1. 1993 bis zum 31. 12. 1994 weitergefördert.

BIO-C-FLUX untersucht den biologischen Kohlenstoffumsatz in der bodennahen Grenzschicht der küstenfernen Tiefsee. Es leistet dadurch einen Beitrag zum Verständnis des Kohlenstoffflusses im Ozean und bewegt sich im Rahmen der Forschungsziele des "International Geosphere-Biosphere Programme" (IGBP). Das Projekt BIO-C-FLUX stellt zwar einen eigenständigen Forschungsansatz zum biologischen Kohlenstoffumsatz in der Tiefsee dar, ist jedoch sowohl inhaltlich als auch räumlich mit dem Vorhaben Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) gekoppelt.

2 DANK

Folgenden Institutionen und Personen gilt unser Dank:

Der Bundesminister für Forschung und Technologie förderte das Projekt unter den Förderungskennzeichen 03F0565A / 03F0566A.

Die Universität Hamburg und das Institut für Meereskunde, Kiel, genehmigten die Durchführung des Forschungsvorhabens.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft stellte Schiffskapazitäten auf dem Forschungsschiff METEOR und das Institut für Meereskunde auf dem Forschungsschiff ALKOR zur Verfügung.

Die Schiffsbesatzungen dieser Forschungsschiffe halfen, unsere Arbeiten auf See zum Erfolg zu führen.

Das Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie unterstützte uns bei der Reproduktion von Kartenmaterial des Arbeitsgebietes.

Die technischen Angestellten des Projekts B. Berghahn, G. Gauger, K. Jeskulke, K. Lampe, V. Nuppenau und S. Peter, trugen besonders auf den Schiffsreisen durch ihre große Einsatzbereitschaft zum Erfolg von BIO-C-FLUX bei.

Herr M. Regier stand uns in allen EDV-Fragen beratend zur Seite und entwickelte ein Programmpaket zur Labordatenauswertung.

Wir danken ferner allen studentischen Hilfskräften, ohne deren Einsatz die Durchführung der Expeditionen und das Sortieren des biologischen Probenmaterials nicht möglich gewesen wären.

3 EINLEITUNG

Die globalen Zusammenhänge des Kohlenstoffkreislaufs sowie anderer klimawirksamer Spurengase (z.B. Methan, Fluor-Chlor-Kohlenwasserstoffe, Distickstoffoxid, Ozon) gewinnen in zunehmendem Maße an Interesse. Ihre Erforschung wird zur Zeit auf internationaler Basis hauptsächlich unter dem Dach des "International Geosphere-Biosphere Programme - A Study of Global Change" (IGBP) zusammengefaßt. Da die Ozeane eine Pufferkapazität für klimawirksame Gase aufweisen, wurde der Untersuchung von biologisch relevanten Stofftransporten im Ozean eine bedeutende Rolle zugewiesen. Für den Kohlenstoffkreislauf sind dabei die photosynthetische Reduktion von gelöstem CO_2 im Oberflächenwasser, das Absinken kohlenstoffhaltiger Partikel und ihre Lösung bzw. Deposition in der Tiefsee relevante Prozesse. In der Ozeanographie werden die folgenden Forschungsansätze von zwei internationalen Programmen verfolgt: dem "World Ocean Circulation Experiment" (WOCE), das die globalen ozeanischen Zirkulationssysteme untersucht, und der "Joint Global Ocean Flux Study" (JGOFS), die hauptsächlich die biologischen Aspekte des marinen Kohlenstoffkreislaufs bearbeiten soll.

Die JGOFS-Untersuchungen konzentrieren sich vornehmlich auf den Kohlenstofffluß in der oberen durchmischten Zone des offenen Ozeans. Benthische Prozesse werden nur in außerordentlich geringem Umfang im JGOFS-Programm berücksichtigt. Das BIO-C-FLUX-Projekt ist der Untersuchung des organischen Kohlenstoffumsatzes in der benthischen Grenzschicht gewidmet und trägt damit wichtige und neue Informationen zum Verständnis des globalen ozeanischen Kohlenstoffhaushalts bei.

Im Jahr 1989 wurde eine JGOFS-Pilot-Studie "The North Atlantic Bloom Experiment" (NABE) im Nordostatlantik durchgeführt (DUCKLOW & HARRIS 1993), an dem sich neben der Bundesrepublik Deutschland die USA, Kanada, Holland und Großbritannien beteiligten. Die Stationen des Pilot-Programmes lagen auf einem Nord/Süd-Transekt im NO-Atlantik von 30°N bis 60°N entlang des 20°W Längengrades und umfaßten damit Meeresgebiete mit unterschiedlicher Primärproduktion im Oberflächenwasser. BIO-C-FLUX beteiligte sich an dieser Kampagne mit seinen Untersuchungen zum biologischen Kohlenstoffumsatz in der küstenfernen Tiefsee. Auch im weiteren Verlauf des Projektes blieb BIO-C-FLUX stets inhaltlich und räumlich mit den Vorhaben des internationalen und deutschen JGOFS gekoppelt. Z.B. wurden die BIO-C-FLUX-Probennahmen in der Nähe der Sinkstoffallenverankerungen der JGOFS-Projekte durchgeführt, so daß die Sinkstoffallenmessungen als Basisdaten für das Eintragsniveau von POC in das Abyssal genutzt werden konnten.

Die Arbeiten schlossen die bodennahe Wasserschicht (entspricht etwa der Bodentrübungsschicht bis 500m über dem Boden), das Sedimentkontaktwasser (SKW, $\leq 20\text{cm}$ über dem Boden), die Sedi-

mentoberfläche und verschiedene Sedimenthorizonte bis zu 50cm Tiefe ein. Die bodennahe Wasserschicht und die oberen Sedimenthorizonte stellen ein vielfach miteinander vernetztes biologisches System dar und werden als BGS (benthische Grenzschicht) zusammengefaßt. Der Untersuchung der Organismen in der BGS kommt eine besondere Bedeutung zu, da in dieser Zone wichtige biologische Umsetzungen innerhalb des Systems der Tiefsee stattfinden. Untersucht wurde ausschließlich die biologische Umsetzung des zum Meeresboden sedimentierten, partikulären organischen Kohlenstoffes. Der Kreislauf von anorganischem Kohlenstoff wurde nicht berücksichtigt.

Aufbauend auf den im Rahmen des BIOTRANS-Projektes (PFANNKUCHE et al. 1990) erarbeiteten Techniken und Ergebnissen verfolgt BIO-C-FLUX das Ziel, die Wege des organischen Kohlenstoffflusses in der benthischen Grenzschicht zu beschreiben und zu quantifizieren. Die Fragestellungen für die bisherigen Arbeiten waren im wesentlichen:

- Welche Zusammensetzung und Quantität hat das partikuläre organische Material auf dem und im Sediment?
- Welches sind die wesentlichen Regionen des Abbaus organischer Substanz in der BGS (z.B. Bodentrübungsschicht, Bodenkontaktwasser, bestimmte Sedimenthorizonte)?
- Welche bodennahen vertikalen Gradienten existieren in der Menge und Zusammensetzung der pelagischen Fauna?
- Welche Nahrungsbeziehungen bestehen in der BGS?
- Wie hoch sind die Umsatzraten des sedimentierten POC in der Lebensgemeinschaft der benthischen Grenzschicht (Abbau von organischem Kohlenstoff, Respiration, Biomasseproduktion)?

Literatur:

- DUCKLOW, H.W. & R.P. HARRIS, 1993: Introduction to the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment. Deep-Sea Res. II, 40: 1-8.
- PFANNKUCHE, O., W. BECKMANN, B. CHRISTIANSEN, K. LOCHTE, G. RHEINHEIMER, H. THIEL & H. WEIKERT, 1990: BIOTRANS. Biologischer Vertikaltransport und Energiehaushalt in der bodennahen Wasserschicht der Tiefsee. Berichte aus dem Zentrum f. Meeres- und Klimaforschung der Universität Hamburg, 10: 159 pp.

4 ARBEITSGEBIETE, ARBEITSSTRATEGIE UND EXPEDITIONEN

Hauptarbeitsgebiet war das schon im BIOTRANS-Vorhaben untersuchte BIOTRANS-Gebiet in $47^{\circ} - 47^{\circ}30'N$, $19^{\circ} - 20^{\circ}W$ mit 4460m Wassertiefe. Aus der Einbindung der Forschungsarbeiten von BIO-C-FLUX in die Untersuchungen des internationalen JGOFS-Programmes wurde das Stationsnetz um zwei weitere Stationen in $34^{\circ}N/20^{\circ}W$ (Wassertiefe 5120m) und $59^{\circ}N/20^{\circ}W$ (Wassertiefe 2900m) erweitert (Abb. 1). Diese Stationen wurden für das North Atlantic Bloom Experiment (NABE) im Jahre 1989 festgelegt (s.o.). Die BIO-C-FLUX-Arbeitsgruppe beprobte auf der METEOR-Reise 10/4 (Juli/August 1989), unmittelbar vor dem Ende des BIOTRANS-Projektes am 31. August 1989, zwei Stationen des JGOFS-Schnittes in $59^{\circ}N$ und $47^{\circ}N$ (ZEITZSCHEL et al. 1990). Diese Untersuchungen wurden im Jahre 1990 mit Arbeiten in $34^{\circ}N$ und $47^{\circ}N$ auf der METEOR-Reise Nr. 12/3 fortgesetzt (WEFER et al. 1991).

Eine weitere Reise diente der Erprobung von Meßmethoden für die Teilprojekte Benthologie und Mikrobiologie und dem Testeinsatz neuer Geräte und Geräteteilsysteme. Zu diesem Zweck wurde im Oktober 1991 eine Fahrt mit FS ALKOR in den Sognefjord unternommen, der mit 1300m Tiefe und ruhigen meteorologischen Bedingungen ideale Voraussetzungen zum Test von Tiefseeegeräten bietet. Die Erprobungen dienten der Vorbereitung der METEOR-Expedition Nr. 21 (16. 3. - 31. 8. 1992), an der die BIO-C-FLUX-Gruppe an vier Fahrtabschnitten teilnahm (PFANNKUCHE et al. 1993).

Die Arbeiten von BIO-C-FLUX und der deutschen JGOFS-Gruppen waren als Prozeßstudien im Rahmen der Untersuchungen des internationalen JGOFS-Programms an den Stationen der JGOFS-Pilotstudie (1989, METEOR-Reise Nr. 10, s.o.) geplant. Ziel der Untersuchungen waren eine Quantifizierung der chemischen und biologischen Kohlenstoff-Fixierung und die Bestimmung der Flüsse kohlenstoffhaltiger Verbindungen und biologisch relevanter chemischer Elemente innerhalb einer Produktionsperiode des Planktons. Dabei kam den Untersuchungen der ozeanischen Deckschicht und der Bodengrenzschicht, in denen neben den physikalischen und chemischen auch eine Intensivierung biologischer Prozesse stattfindet, eine besondere Bedeutung zu. Während die Untersuchungen der oberen Deckschicht durch JGOFS-Gruppen aus Kiel, Hamburg und Tübingen durchgeführt wurden, lag die Bearbeitung der BGS bei BIO-C-FLUX.

Die Beprobung eines mit Transpondern markierten Feldes von 3000 x 3000m Kantenlänge auf einer Tiefsee-Ebene bei $47^{\circ}10'N/19^{\circ}35'W$ (4560m Wassertiefe) wurde auf 4 Fahrtabschnitten in den Monaten März bis Mai und August 1992 durchgeführt. Im März sollten die Verhältnisse vor der Planktonblüte (Nachwintersituation), im April und Mai während der Blüte und im August nach der Sedimentation der Blüte untersucht werden.

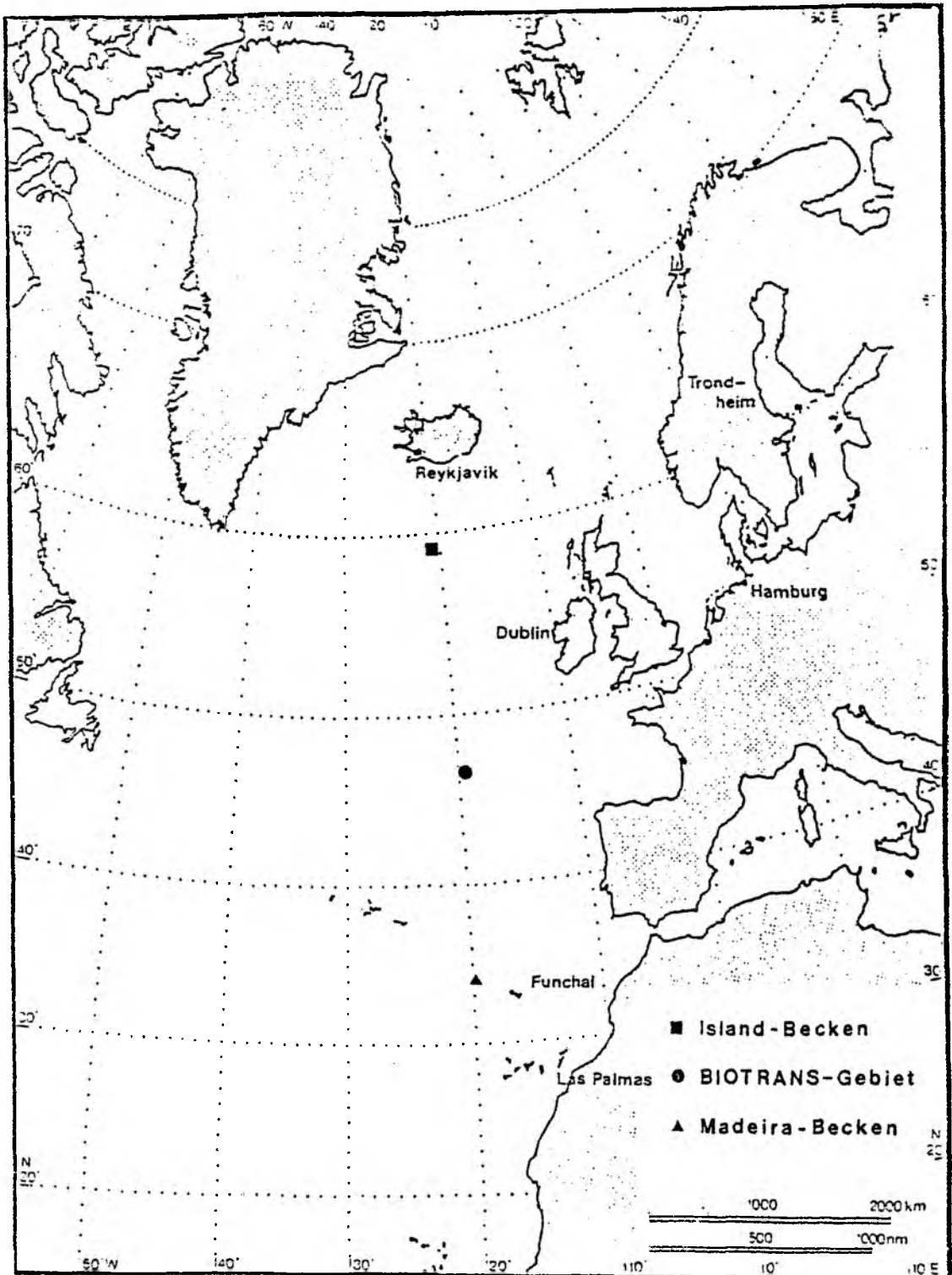


Abbildung 1: Karte der Untersuchungsstationen

Auf der Reise METEOR 21 konnten wiederum Probennahmen auch an den Stationen in 34°N und 60°N durchgeführt werden.

Schiffsexpeditionen, die während des Antragszeitraums ausgewertet wurden:

METEOR-Reise 10/4,	15. Juli - 31. August 1989
METEOR-Reise 12/3,	27. Mai - 30. Juni 1990
ALKOR-Reise 22	22. Oktober - 04. November 1991
METEOR-Reise 21/1	16. März - 09. April 1992
METEOR-Reise 21/2	12. April - 06. Mai 1992
METEOR-Reise 21/3	09. Mai - 02. Juni 1992
METEOR-Reise 21/6	26. Juli - 31. August 1992

Literatur

- PFANNKUCHE, O., J.C. DUINKER, G. GRAF, R. HENRICH, H. THIEL & B. ZEITZSCHEL, 1993: NORDATLANTIK - 92; Reise Nr. 21; 16. März - 31. August 1992. METEOR Ber., 93-x: in Druck.
- WEFER, G., W. WEIGEL & O. PFANNKUCHE, 1991: Ostatlantik 90-Expedition; Reise Nr. 12; 16. März - 30. Juni 1990. METEOR Ber., 91-1: 166 pp.
- ZEITZSCHEL, B., J. LENZ, H. THIEL, R. BOJE, U. PASSOW & A. STUHR, 1990: Expedition Plankton '89 - Benthos '89; Reise Nr. 10; 19. März - 31. August 1989. METEOR Ber., 90-1: 216 pp.

5 BERICHTE UND ERGEBNISSE AUS DER ARBEITSGRUPPE BENTHOPELAGIAL UND PLANKTON

5.1 Benthopelagische Fauna und Megabenthos: Verlauf der Arbeiten B. Christiansen

Nach der Genehmigung des Projektes im Januar 1990 wurde zunächst die Bearbeitung des BIOTRANS-Materials fortgesetzt. Schwerpunkt war dabei die Sortierung der Reusenkettenfänge und die qualitative und quantitative Auswertung der Fototrawl-Transsekte. Auf der Reise M12 im Juni/Juli 1990 in das Madeira-Tiefseebecken und in das BIOTRANS-Gebiet konnte die Reusenkette insgesamt 10mal und das Fototrawl 4mal eingesetzt werden (siehe Fahrtbericht M12). Während dieser Fahrt wurden außerdem Versuche mit einer temperaturisolierten Amphipodenfalle und einem Aufzeichnungsgerät für *in situ*-Freßgeräusche durchgeführt. Bis zum Ende des Jahres wurde die Auswertung von Material der Fahrten M10 und M12 fortgeführt.

Das Material aus Reusenketten und Fototrawl der Expeditionen M10 und M12 wurde im Verlauf des Jahres 1991 weiter bearbeitet. Bei dem Fototrawl-Material lag der Schwerpunkt auf der Bestimmung der Megafauna-Biomasse. Die Ergebnisse dieser Auswertungen sowie der quantitativen Abundanzanalysen wurden im Mai 1991 auf dem NATO-Workshop "Deep-Sea food chains: their relation to the global carbon cycle" in Texas vorgetragen und auf dem Tiefsee-Symposium in Kopenhagen mit einem Poster vorgestellt. 1992 wurden sie in der Reihe NATO ASI Series publiziert (CHRISTIANSEN & THIEL 1992).

In Ergänzung zur bereits weitgehend vorliegenden Auswertung der pelagischen Reusen aus der Reusenkette wurden vor allem die Bodenreusenfänge auf Zusammensetzung und Menge der Amphipoden hin untersucht. Außerdem wurden die Längenmessungen an den Amphipoden durchgeführt. Die Ergebnisse zur Populationsstruktur und Vertikalverteilung der benthopelagischen Amphipoden aus drei Gebieten des Nordatlantiks wurden auf dem Tiefsee-Symposium in Kopenhagen vorgetragen.

Im Rahmen einer Testfahrt mit dem FS ALKOR im Oktober 1991 in den Sognefjord, Westnorwegen (s.o.), wurde das neu angeschaffte Tiefsee-Videosystem erstmals im IHF-Tiefseebeobachtungssystem DOS (Deep-Sea Observation System) eingesetzt. Das Videoübertragungssystem arbeitete hervorragend und lieferte eine gute Bildqualität. Es zeigte sich, daß das System nicht nur zur Steuerung von Unterwassergeräten einsetzbar ist, sondern sich auch für qualitative und quantitative Analysen der Megafauna eignet. Eine vergleichende wissenschaftliche Auswertung des gewonnenen Foto- und Videomaterials wurde 1992 vorgenommen und befindet sich z.Zt. im Druck (CHRISTIANSEN, in press).

1992 sollte das Tiefsee-Videosystem auf den Abschnitten 1

und 6 der METEOR-Fahrt M21 eingesetzt werden. Wegen technischer Probleme mit den Tiefseekabeln von METEOR konnten auf dem ersten Abschnitt keine Einsätze gefahren werden. Dagegen wurde das Videosystem auf Abschnitt 6 erfolgreich sowohl im DOS (4 Hols) als auch im Fototrawl (5 Hols) eingesetzt. Neben den Standard-Reusenkettenverankerungen, die auf beiden Abschnitten durchgeführt wurden, wurden auf Abschnitt 6 auch das Ottertrawl (4 Einsätze) und ein neu entwickeltes autonomes Tiefseelangleinensystem (2 Einsätze) erfolgreich zum Fang von Tiefseefischen eingesetzt.

Mit der Auswertung des Materials aus den Reusenketten und dem Fototrawl wurde noch 1992 begonnen, es liegen bisher aber nur einige vorläufige Ergebnisse vor. Die Analyse des Fischmaterials erfolgt 1993.

Auf der Fahrt Meteor 12 gelang es zum ersten Mal, mit dem 10m²-MOCNESS (Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System, WIEBE et al. 1985) Mikronektonfänge aus dem Bereich unmittelbar über dem Boden zu gewinnen. Allerdings war die Anzahl der Fänge für gesicherte Aussagen nicht ausreichend. Auf M21 konnten dann bodennahe Zooplankton- und Mikronektonfänge mit dem 1m²- und dem 10m²-MOCNESS im BIOTRANS-Gebiet systematisch durchgeführt werden. Es wurden jeweils 3-4 Doppelproben in 20, 50 und 100m Abstand vom Boden durchgeführt. Mit diesem Material werden erstmals statistisch abgesicherte Aussagen über die Verteilung des Zooplanktons im unmittelbaren Bodenbereich der ozeanischen Tiefsee möglich sein. Neben den bodennahen Zooplanktonfängen wurden mit Hilfe von abgestuften Schräghols des MOCNESS auch vertikale Profile über die gesamte Wassersäule gewonnen. Hieraus sollen Informationen über qualitative Modifikationen des Partikelflusses durch das Zooplankton in der Wassersäule abgeleitet werden. Insgesamt konnten auf M21 im BIOTRANS-Gebiet 7 Profile aufgenommen werden. Die Auswertung der Proben befindet sich zur Zeit in Arbeit.

Literatur

- CHRISTIANSEN, B. in press: A television and photographic survey of megafaunal abundance in central Sognefjorden, western Norway. Sarsia 78.
- CHRISTIANSEN, B. & H. Thiel, 1992: Deep-sea epibenthic megafauna of the northeast Atlantic: Abundance and biomass at three mid-oceanic locations estimated from photographic transects. In: ROWE, G.T. & V. PARIENTE (eds.): Deep-sea food chains and the global carbon cycle. NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 125-138.

WIEBE, P.H., A.W. MORTON, A.M. BRADLEY, R.H. BACKUS, J.E. CRADDOCK, V. BARBER, T.J. COWLES & G.R. FLIERL, 1985: New developments in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. Mar. Biol., 87: 313-323.

5.2 Megafauna und benthopelagisches Nekton: Regionale Unterschiede zwischen JGOFS-Stationen des Nordostatlantiks B. Christiansen & H. Thiel

Im Rahmen der Programme BIOTRANS und BIO-C-FLUX wurden drei JGOFS-Stationen entlang des 20°W Meridians im NO-Atlantik untersucht. Aufgrund der unterschiedlichen Oberflächenproduktivität, der Wassertiefen und der hydrographischen Verhältnisse waren große Unterschiede in den Kohlenstoff-Flußraten in die Tiefsee und damit in der Zusammensetzung, der Abundanz und der Biomasse der Megafauna und des benthopelagischen Nektons zu erwarten.

Der Vergleich der epibenthischen Megafauna in den drei Untersuchungsgebieten auf 59°N (Island-Becken), 47°N (BIOTRANS-Gebiet) und 34°N (Madeira-Tiefsee-Ebene) ergab starke Unterschiede sowohl in qualitativer als auch in quantitativer Hinsicht (CHRISTIANSEN & THIEL 1992). Die Biomasse der epibenthischen Megafauna im Island-Becken und im BIOTRANS-Gebiet ist in Tabelle 1 dargestellt. Abbildung 2 zeigt die relativen Anteile, bezogen auf die Biomasse, der häufigsten Gruppen in diesen Gebieten. Da in der Madeira-Tiefsee-Ebene fast keine Megafauna-Organismen gefunden wurden, ist dieses Gebiet in der Tabelle und der Abbildung nicht mit dargestellt.

Die Gesamtbiomasse der Megafauna, ausgedrückt als aschefreies Trockengewicht, ist im Island-Becken mit mehr als 1200 mg m^{-2} sechsmal so hoch wie im BIOTRANS-Gebiet (200 mg m^{-2}). Wenn die Fische außer Acht gelassen werden, die streng genommen nicht zur Megafauna, sondern zum benthopelagischen Nekton gehören, beträgt die Gesamtbiomasse des Island-Beckens immer noch das Dreifache derjenigen im BIOTRANS-Gebiet.

Bezogen auf die Biomasse sind im Island-Becken neben den Fischen die Holothurien die bedeutendste Gruppe. Die mit 80% zahlenmäßig dominierende Gruppe der Pennatularen steuert dagegen nur 6% zur Gesamtbiomasse bei. Der Anteil von Ophiuriden und Aktinarien liegt unter 1%.

Im BIOTRANS-Gebiet dominieren die Aktinarien mit 70% der Gesamtbiomasse. Holothurien und Pennatularen sind mit 18 bzw. 13% vertreten.

Die Megafauna-Biomasse der Madeira-Tiefsee-Ebene konnte wegen der extrem niedrigen Abundanzen nicht bestimmt werden. Es

ist jedoch abzuschätzen, daß sie mindestens ein oder zwei Größenordnungen unter der der beiden anderen Gebiete liegt.

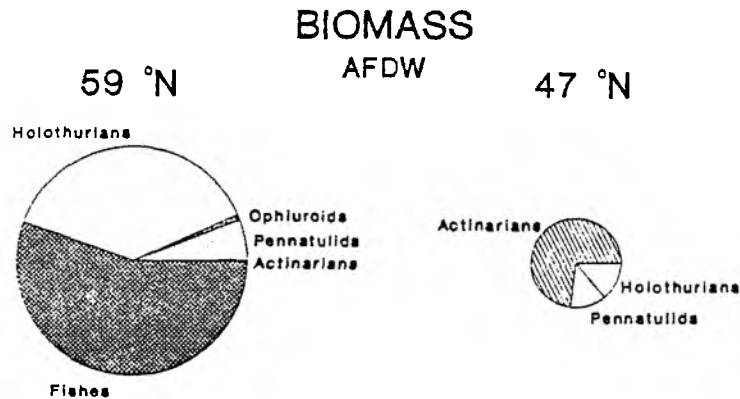


Abbildung 2: Relative Biomasseanteile von Megafaunagruppen auf 59°N und 47°N

Tabelle 1: Megafauna Biomasse auf 47°N und 59°N (WW = Naßgewicht, DW = Trockengewicht, AFDW = Aschefreies Trockengewicht)

Group	Biomass /mg m ⁻²					
	47°N			59°N		
	WW	DW	AFDW	WW	DW	AFDW
PENNATULARIA	246	77	25	722	227	72
OPHIUROIDEA	--	--	--	99	51	9
<i>Kolga</i>	206	24	10	--	--	--
<i>Psychropotes</i>	378	27	16	--	--	--
HOLOTHUR. ind.	208	24	11	10039	1165	480
MACROURIDAE	--	--	--	3918	--	588
SYNAPHOBRANCHIDAE	--	--	--	763	--	114
TOTAL	2184	382	200	15559	--	1265
without PISCES	2184	382	200	10878	1446	563

Verglichen mit Untersuchungen aus anderen Tiefseegebieten erscheinen die Abundanz und Biomasse der Megafauna im Island-Becken und im BIOTRANS-Gebiet sehr hoch und sind vergleichbar mit Werten aus wesentlich geringeren Wassertiefen. Die relative Bedeutung der Megafauna in diesen Gebieten wird unterstrichen durch ein hohes Verhältnis Megafauna-Biomasse zu Makro- und Meiofauna-Biomasse. PFANNKUCHE (1990) berechnete eine mittlere Biomasse (aschefreies Trockengewicht) von 90 mg m^{-2} für die Makrofauna und 86 mg m^{-2} für die Meiofauna. Damit beträgt das Verhältnis von Megafauna zu Makrofauna im BIOTRANS-Gebiet 2.2:1 und das von Megafauna zu Makro- + Meiofauna 1.1:1. Im Island-Becken deutet sich ein ähnlich hohes Verhältnis an. LAMPITT et al. (1986) verglichen die Invertebraten-Megafaunabiomasse mit der Makro- und Meiofaunabiomasse verschiedener Meeresgebiete und schlossen, daß die Megafauna nur in Gebieten mit hohem Nahrungseintrag, wie z.B. dem Santa Catalina Basin (SMITH & HAMILTON 1983) oder vor der Amazonas-Mündung (SIBUET et al. 1984), eine große relative Bedeutung hat. Wenn diese Hypothese korrekt ist, muß für die Untersuchungsgebiete auf 59°N und 47°N ein hoher Energieeintrag in die Tiefsee angenommen werden. Dies wird unterstützt durch die hohen absoluten Abundanz- und Biomassewerte der Megafauna in diesen Gebieten.

Auf der Fahrt M21 konnten mit Hilfe eines Video-Übertragungssystems erstmals das Tiefseebeobachtungssystem DOS (s. Kapitel 5.3) und das Fototrawl (vergl. Kapitel 5.5) im Bereich der Hänge des Großen Dreizacks, einem Seeberg im zentralen BIOTRANS-Gebiet, eingesetzt werden. Mit dem DOS wurde ein Transsekt vom Fuß des Großen Dreizacks (Wassertiefe ca. 4500m) bis zur Westspitze (ca. 3800m) gefahren. Es wurden dabei 6 Fotoserien ausgeführt, die jeweils 30-120 Höhenmeter umfaßten. Eine erste Auswertung dieses Fotomaterials deutet an, daß die Abundanz der Megafauna im Bereich des oberen Hanges (oberhalb von 4100m) niedriger ist als im unteren Hangbereich zwischen 4500 und 4100m (Abb. 3). Wahrscheinlich spielen hier die Strömungs- und damit die Sedimentverhältnisse eine Rolle. Am oberen Hang des Dreizacks war das Sediment gröber und wies eine hohe Zahl kleiner Steine auf. Es zeigte sich damit, daß auch kleinräumig Unterschiede in der Abundanz der Megafauna auftreten können. Wichtig erscheint dabei die Topographie, die z.B. im BIOTRANS-Gebiet auf kleinem Raum verschiedene Umweltbedingungen für die Organismen bietet.

Deutliche Unterschiede zwischen den drei Vergleichsgebieten auf 59°N , 47°N und 34°N bestehen auch in der benthopelagischen Amphipodenfauna. Abbildung 4 zeigt die taxonomische Zusammensetzung der Amphipoden, die in den Bodenreusen gefangen wurden. Die mittleren Fangraten sind auf 59°N mit rund 40000 Individuen d^{-1} eine Größenordnung höher als auf 47°N und fünfmal höher als auf 34°N . Auf 59°N dominieren mit über 90% aller gefangenen Amphipoden Tiere aus der *Orchomene*-Gruppe. Auf 47°N sind die *Orchomene*-Gruppe sowie *Paralicella* spp. und *Eurythenes gryllus* zu etwa

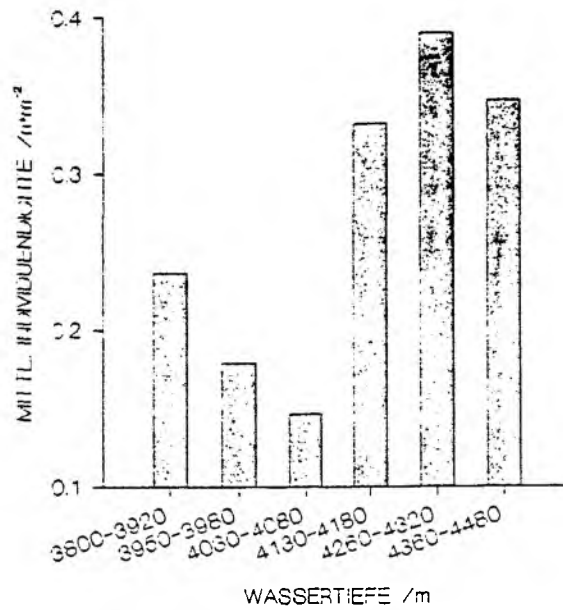


Abbildung 3: Mittlere Individuendichte der Megafauna auf einem Transekt zwischen Fuß und Gipfel der Westspitze des Großen Dreizacks

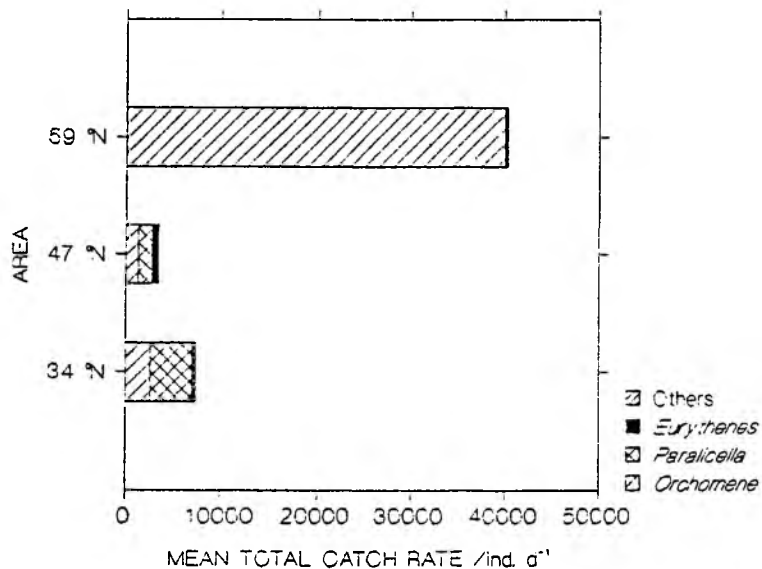


Abbildung 4: Taxonomische Zusammensetzung der Amphipoden in den Bodenfallen auf 59°N, 47°N und 34°N

gleichen Teilen vertreten. Auf 34°N machen *Paralicella* spp. den höchsten Anteil aus. Die *Orchomene*-Gruppe stellt etwa ein Drittel aller gefangenen Amphipoden, während die Bedeutung von *Eurythenes gryllus* gering ist. Amphipoden anderer Gattungen wurden in allen drei Gebieten nur in vereinzelten Exemplaren gefangen. Es deutet sich also von Norden nach Süden eine Verschiebung von einer Dominanz der *Orchomene*-Gruppe zu einem Vorherrschen von *Paralicella* sp. an.

Abbildung 5 zeigt die Fangraten von *Eurythenes gryllus* in den drei Untersuchungsgebieten. Dabei wurden die Fänge aller Reusen von 0 bis 500m über Grund berücksichtigt. Die Unterschiede in der mittleren Fangrate waren zwischen allen drei Gebieten hochsignifikant (Varianzanalyse), wobei das BIOTRANS-Gebiet mit über 500 Individuen d⁻¹ die weitaus höchste mittlere Fangrate hatte. Im Madeira-Becken wurden im Mittel ca. 80 Individuen d⁻¹ und im Island-Becken ca. 30 Individuen d⁻¹ gefangen.

Die Altersstruktur des Gesamtfanges von *Eurythenes gryllus* in den Untersuchungsgebieten wird in Abbildung 6 gezeigt. Die undifferenzierten Juvenilen dominieren in allen drei Gebieten. Allerdings zeigt sich im Island-Becken eine Tendenz zu einem höheren Anteil älterer Stadien als in den Vergleichsgebieten.

Die Alterstruktur von *Eurythenes gryllus*, aufgeschlüsselt nach dem Bodenabstand, zeigt eine hohe Dominanz undifferenzierter Juveniler in den Bodenreusen und eine deutliche Abnahme ihres Anteils mit zunehmendem Abstand vom Meeresboden (Abbildung 7). Der Anteil adulter Männchen, die in den Bodenreusen nicht gefangen wurden, nimmt dagegen bis 300m über Grund auf fast 50% zu. Auch juvenile und adulte Weibchen wurden in den Bodenreusen nicht gefunden. Während jedoch der Anteil der adulten Weibchen in allen Tiefenstufen gering blieb und sie oberhalb von 200m überhaupt nicht gefangen wurden, hatten die juvenilen Weibchen oberhalb von 8m immer einen Anteil von mindestens 30%. Bei den juvenilen Männchen ist kein eindeutiger Trend zu erkennen, ihr Anteil betrug zwischen 10 und 40% je Tiefenstufe.

Ein Vergleich der Längenhäufigkeitsverteilung in der Gruppe der undifferenzierten Juvenilen deutet an, daß die Populationen des BIOTRANS-Gebietes und der Madeira-Tiefsee-Ebene sehr ähnlich sind bzw. einer gemeinsamen Grundgesamtheit entstammen, während die Population des Island-Beckens Unterschiede aufweist. In allen drei Gebieten sind jeweils 4 Häufigkeitsmaxima zu erkennen (Abb. 8), die nachweisen, daß die Gruppe der undifferenzierten Juvenilen nicht homogen ist, sondern aus 4 Entwicklungsstadien besteht. Die Maxima zeigen zwischen den beiden südlichen Vergleichsgebieten eine starke Übereinstimmung, während die Größe zumindest der ersten 3 Entwicklungsstadien im Island-Becken geringer ist.

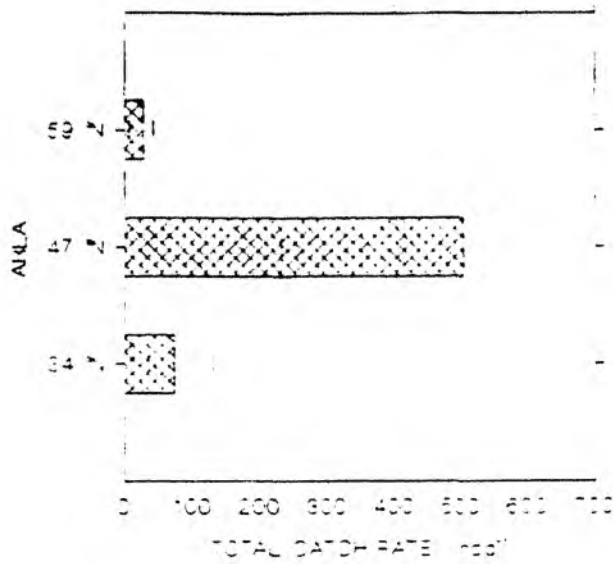


Abbildung 5: Mittlere Fangrate von *Eurythenes gryllus* auf 59°N, 47°N und 34°N

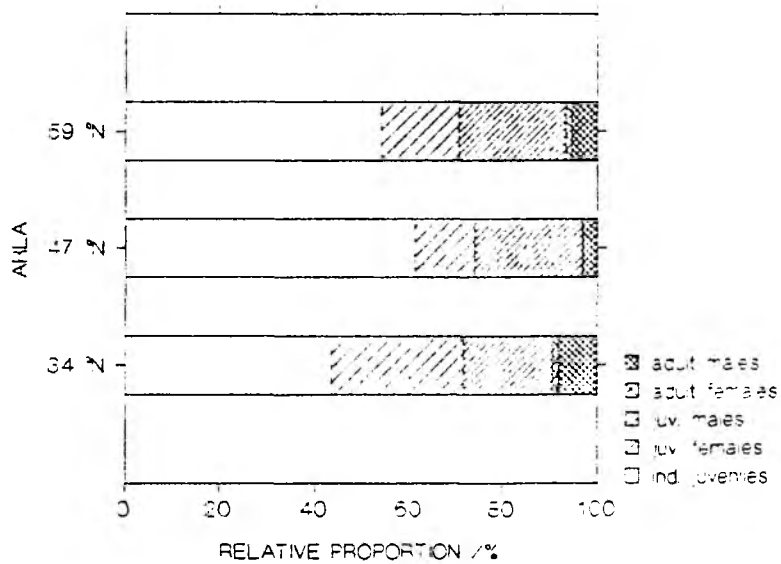


Abbildung 6: Alterszusammensetzung von *Eurythenes gryllus* auf 59°N, 47°N und 34°N

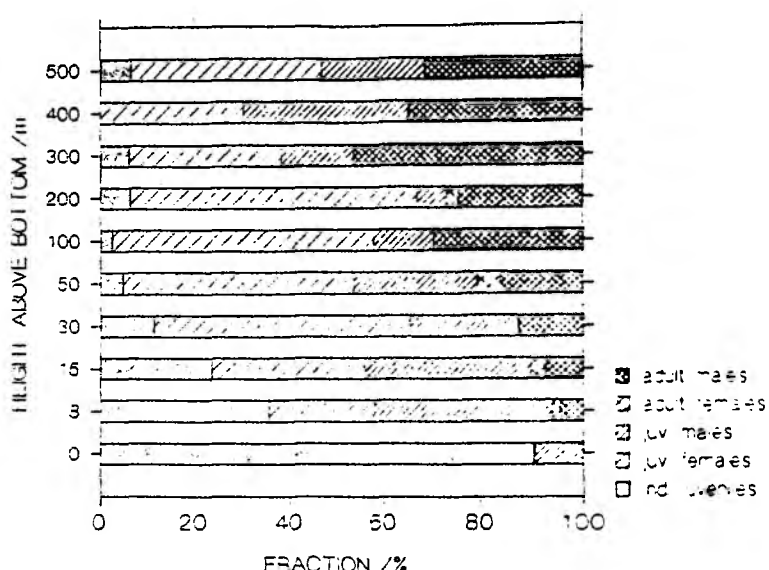


Abbildung 7: Alterszusammensetzung von *Eurythenes gryllus* in Abhängigkeit vom Bodenabstand

Die Lage der Häufigkeitsmaxima der undifferenzierten Juvenilen im Vergleich zur Längenhäufigkeitsverteilung der juvenilen Männchen und Weibchen weist darauf hin, daß es sich bei den beiden größeren Gruppen um Weibchen handelt, da Männchen dieser Größe bereits an ihren Genitalpapillen zu erkennen waren. Die beiden kleineren Stadien sind dagegen kleiner als die anhand der äußeren Geschlechtsmerkmale identifizierte Männchen und Weibchen und dürften deshalb sowohl potentielle Männchen als auch Weibchen umfassen. Dies widerspricht der Auffassung von INGRAM & HESSLER (1983), daß es sich bei den als undifferenzierte Juvenile bezeichneten Tieren tatsächlich nur um Weibchen handelt.

Der Vergleich der drei Untersuchungsgebiete zeigt also deutliche Unterschiede sowohl in der epibenthischen Megafauna als auch im benthopelagischen Nekton auf. Diese können z.T. auf die unterschiedlichen Produktionsverhältnisse an der Oberfläche sowie die verschiedenen Wassertiefen zurückzuführen sein. So wurden die höchste Megafauna-Biomasse und die höchsten Fangraten lysianassider Amphipoden in dem produktivsten Gebiet mit der geringsten Wassertiefe festgestellt, dem Island-Becken auf 59°N. Auch die Verschiebung der Dominanz von Amphipoden aus der *Orchomene*-Gruppe im Island-Becken zum Vorherrschen von *Paralicella* spp. in der Madeira-Tiefsee-Ebene ist durch die unterschiedlichen Produktionsverhältnisse erklärbar, denn *Paralicella* spp. hat die Fähigkeit, große Mengen an Nahrung aufzunehmen und damit längere Hungerperioden zu überstehen, während *Orchomene* spp. auf eine relativ konstante Nahrungszufuhr angewiesen ist (SAINTE-MARIE 1992). Überraschend sind die geringen Fangzahlen von *Eurythenes gryllus* im Island-Becken im Vergleich zu den beiden anderen, weniger produktiven Gebieten. Hier könnte statt der Nahrungsver-

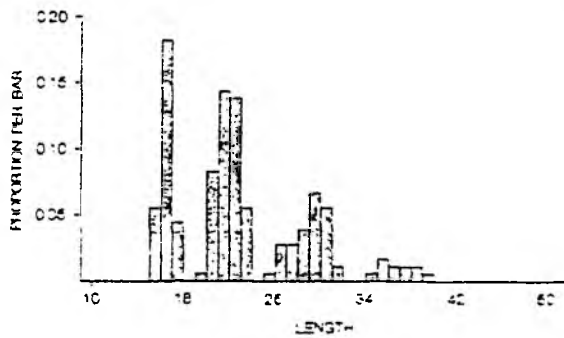
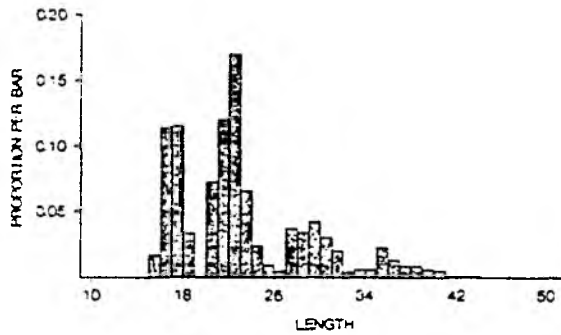
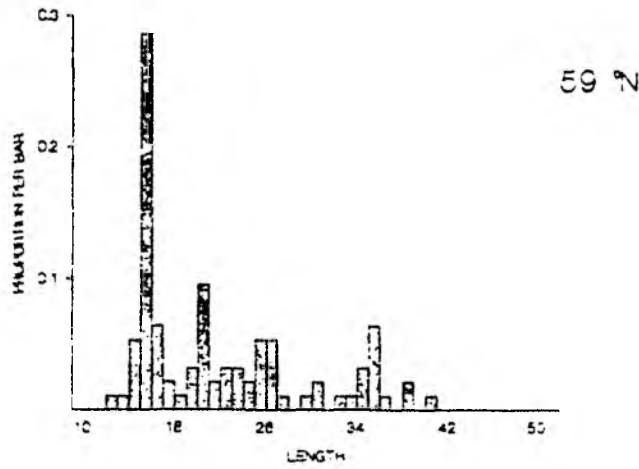


Abbildung 8: Längen-Häufigkeitsverteilung der undifferenzierten Juvenilen von *Eurythenes gryllus* auf 59°N, 47°N und 34°N

füßbarkeit Konkurrenz eine wichtige Rolle spielen, denn im Gegensatz zum BIOTRANS-Gebiet und der Madeira-Tiefsee-Ebene ist der Bestand an benthopelagischen Fischen, insbesondere Macrouriden und Synphobranchiden, im Island-Becken relativ hoch (CHRISTIANSEN & THIEL 1992).

Literatur

- CHRISTIANSEN, B. & H. THIEL, 1992: Deep-sea epibenthic megafauna of the northeast Atlantic: Abundance and biomass at three mid-oceanic locations estimated from photographic transects. In: ROWE, G.T. & V. PARIENTE (eds.): Deep-sea food chains and the global carbon cycle. NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 125-138.
- INGRAM, C.C. & R.R. HESSLER, 1983: Distribution and behavior of scavenging amphipods from the central North Pacific. Deep-Sea Res., 30: 683-706.
- LAMPITT, R.S. D.S.M. BILLETT & A.L. RICE, 1986: Biomass of the invertebrate megabenthos from 500 to 4100m in the northeast Atlantic Ocean. Mar. Biol., 93: 69-81.
- PFANNKUCHE, O., 1990: Makro-, Meiobenthos, Sedimentchemie. In: PFANNKUCHE, O., W. BECKMANN, B. CHRISTIANSEN, K. LOCHTE, G. RHEINHEIMER, H. THIEL & H. WEIKERT (eds.): BIOTRANS - Biologischer Vertikaltransport und Energiehaushalt in der bodennahen Wasserschicht der Tiefsee. Berichte aus dem Zentrum für Meeres- und Klimaforschung der Universität Hamburg, 10: 16-51.
- SAINTE-MARIE, B. 1992: Foraging of scavenging deep-sea lysianasoid amphipods. In: ROWE, G.T. & V. PARIENTE (eds.): Deep-sea food chains and the global carbon cycle. NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 105-124.
- SIBUET, M., C. MONNIOT, D. DESBRUYERES, A. DINET, A. KHRIPOUNOFF, G. ROWE & M. SEGOUZAC, 1984: Peuplements benthiques et caractéristiques trophiques du milieu dans la plaine abyssale Demarara. Oceanol. Acta, 7: 345-358.
- SMITH, C.R. & S.C. HAMILTON, 1983: Epibenthic megafauna of a bathyal basin off southern California: patterns of abundance, biomass, and dispersion. Deep-Sea Res., 30: 907-928.

5.3 Abundanzabschätzung von Megafauna mit visuellen Methoden am Beispiel Sognefjord

B. Christiansen

(siehe auch CHRISTIANSEN, in press)

Der Sognefjord ist mit einer Wassertiefe von maximal rund 1300m das tiefste Fjordsystem der Welt und bietet damit einen echten Tiefseelebensraum in unmittelbarer Landnähe. Interessant erscheint in einem solchen Fjord, inwieweit die Fauna der vergleichbarer Tiefen des Ozeans ähnelt. Quantitative Untersuchungen der Megafauna lagen aus diesem Gebiet bisher nicht vor. Im Rahmen einer Testfahrt des FS ALKOR konnte erstmalig das Tiefsee-Beobachtungssystem des IHF eingesetzt werden und ermöglichte einen Vergleich verschiedener visueller Methoden zur Abundanzabschätzung der epibenthischen Megafauna in einem zentralen Bereich des Sognefjords.

Das Tiefsee-Beobachtungssystem (DOS, Deep-Sea Observation System) mit der Video-Übertragungsanlage und einer Fotokamera wurde an drei Lokationen des Sognefjords, Westnorwegen, eingesetzt, und zwar im Bereich des Zentralgrabens bei 1300m Wassertiefe, am Hang bei 600-900m Wassertiefe und in einem Nebenarm, dem Høyangsfjord, bei 280m Wassertiefe. Das DOS ist ein Trägerrahmen, der mit einer Fernsehkamera und einer Fotokamera ausgerüstet ist. Die Fernsehbilder werden in Echtzeit über das Koaxial-Schleppkabel auf einen Monitor an Bord des Schiffes übertragen und dort auf einem Videorecorder aufgezeichnet. Sowohl die Fernseh- als auch die Fotokamera zeigen senkrecht nach unten. Das DOS wurde so eingesetzt, daß es bei treibendem Schiff ca. 1-3m über dem Grund hing.

Die Abundanz der epibenthischen Megafauna wurde mit 3 Methoden bestimmt:

1. Die auf Videosequenzen mit einem relativ konstanten Bodenabstand von 1, 1,5 oder 3m beobachteten Tiere wurden ausgezählt. Mit Hilfe des Bodenabstandes und der Brennweite der Kamera wurde ein Maßstab konstruiert, um Abstände auf dem Bildschirm in Distanzen auf dem Boden umzurechnen. Die Fläche einer Videosequenz wurde durch Multiplikation der mittleren Driftgeschwindigkeit mit der Sehfeldweite berechnet. Zur Berechnung der Driftgeschwindigkeit wurde die Zeit gemessen, die ein bestimmter Bildpunkt benötigte, um eine bekannte Strecke auf dem Bildschirm zurückzulegen.

2. Einzelne, nicht überlappende Videobilder aus den gleichen Sequenzen wie in 1. wurden ausgezählt. Die Fläche jedes Videobildes wurde aus der Brennweite der Kamera und dem Bodenabstand berechnet.

3. Die auf den Fotografien erkennbaren Tiere wurden ausgezählt. Die Fläche jedes einzelnen Fotos wurde mit Hilfe der Kamerabrenn-

weite und des Bodenabstandes berechnet. Nur Fotos mit einem Bodenabstand zwischen 0,5 und 3m wurden berücksichtigt.

Die Fotografien und Videoaufnahmen vom Zentralgraben und vom Höyangsfjord zeigen einen weichen Boden mit wenigen Steinen. Lebensspuren sind im Zentralgraben häufig zu erkennen, vor allem Holothurienspuren, Hügel und Löcher. Der Boden des Höyangsfjordes ist völlig mit Eingängen von Crustaceenbauten bedeckt, die wahrscheinlich den Arten *Munida sarsi* und *Calocaris macandreae* zuzuordnen sind. Der Hang ist sehr steil, häufig vertikal, und zeigt an vielen Stellen blanken Fels.

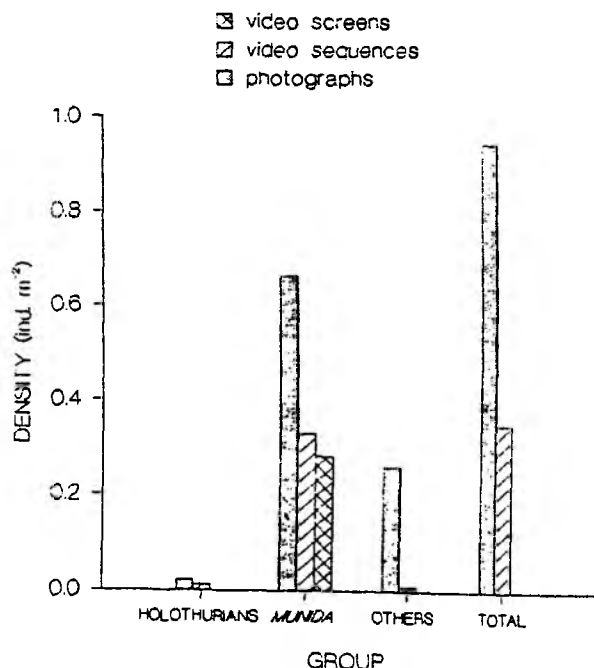
Das weitaus am häufigsten identifizierte Taxon war die Gattung *Munida*, daneben erreichten noch Holothurien und Anthozoen höhere Dichten. *Munida* zeigte Fluchtreaktionen bei Annäherung des Gerätes. Fische wurden nur gestört, wenn sie fast vom Vorlaufgewicht getroffen wurden, während Cephalopoden und Echinodermen keinerlei Reaktion zeigten.

Die quantitativen Analysen ergaben Unterschiede zwischen den Methoden und zwischen den Lokationen Zentralgraben und Höyangsfjord. Eine Abundanzabschätzung war am Hang nicht möglich.

Generell führten die Fotografien zu einer höheren Abundanzabschätzung als die Videoaufnahmen (Abb. 9). Für *Munida* lag sie doppelt so hoch, für die "Übrige"-Gruppe, die auch viele kleine Organismen enthielt, betrug der Unterschied sogar eine Größenordnung. Ein weiterer Faktor, der die Dichteabschätzung beeinflusste, war der Bodenabstand des Gerätes. Ein geringerer Bodenabstand führte zu einem höheren Schätzwert für die Abundanz. Abbildung 10 zeigt den Zusammenhang zwischen dem Bodenabstand und dem resultierenden Schätzwert für die Abundanz von *Munida*.

Abbildung 9:

Berechnete Megafaunadichte
im Sognefjord in Abhängig-
keit von der Erfassungsmethode



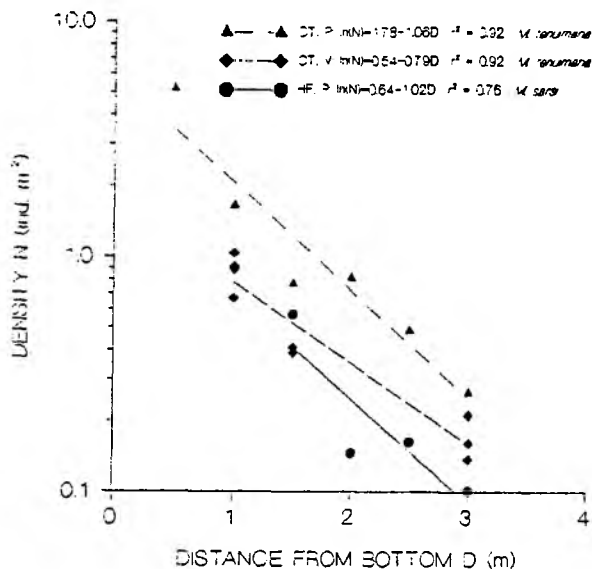


Abbildung 10: Berechnete Individuendichte von *Munida* im Sognefjord in Abhängigkeit vom Bodenabstand

Trotz der Unterschiede zwischen den Videos und den Fotografien zeigen beide Methoden denselben Trend. Die mit 70% (Fotos) bzw. 90% (Videos) häufigste Art im Zentralgraben war *Munida tenuimana*. Diese Art war im Høyangsfjord durch *Munida sarsi* ersetzt, deren Dichte allerdings um eine Größenordnung geringer war. Holothurien hatten im Høyangsfjord eine geringfügig höhere Abundanz. Anthozoen wurden nur im Zentralgraben beobachtet. Die übrigen Gruppen kamen in sehr geringen Anzahlen vor.

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, daß die Abundanzabschätzungen stark vom eingesetzten Gerät, Video- oder Fotokamera, abhängig sind sowie vom Bodenabstand und der Brennweite des Objektivs. Die höheren Abschätzungen mit der Fotokamera sind vor allem auf die bessere Auflösung und die längere Brennweite sowie die Farbinformation zurückzuführen. Ebenso führt ein geringerer Bodenabstand zu einem größeren Abbildungsmaßstab und ermöglicht damit eine leichtere Identifikation kleiner Objekte.

Der Vergleich zwischen dem Zentralgraben und dem Høyangsfjord deutet eine wesentlich höhere Abundanz der Megafauna auf

der tieferen Station an. Dies ist allein auf *Munida tenuimana* zurückzuführen. Allerdings weist die hohe Anzahl von Bautenöffnungen im Höyangsfjord darauf hin, daß grabende Organismen, wahrscheinlich *Munida sarsi* und *Calocaris macandreae*, hier eine größere Rolle spielen.

Vergleichbare Daten aus anderen westnorwegischen Fjorden liegen nicht vor. Unveröffentlichte Daten von BRATTEGARD (pers. Mittlg.) aus dem Sognefjord, dem Korsfjord und dem Fensfjord, die mit Epibenthoschlitten bzw. Trawls gewonnen wurden, zeigen jedoch eine weit geringere Abundanz von *Munida tenuimana* an.

Der Sognefjord ist durch eine Schwelle mit 150-200m Wassertiefe und durch den breiten Kontinentalschelf vom tiefen Ozean isoliert. Auch die Norwegische Rinne, die entlang der Norwegischen Küste in den Kontinentalschelf einschneidet, hat in dem Gebiet nur Wassertiefen von rund 400m. Somit ist der tiefe Sognefjord ein isolierter Tiefseelebensraum, der außerdem noch stark durch terrestrische Einflüsse geprägt wird. Die Zusammensetzung der epibenthischen Megafauna mit der hohen Dominanz des Decapoden *Munida tenuimana* im Sognefjord gleicht eher geringeren Wassertiefen im ozeanischen Lebensraum, wo unterhalb 1000m der Anteil der Decapoda Reptantia stark zurückgeht und stattdessen Echinodermen, Fische, Coelenteraten oder Amphipoden und Decapoda Natantia dominieren (z.B. ROWE & MENZIES 1969; HAEDRICH et al. 1975, 1980; LAMPITT et al. 1986; OHTA 1983).

Die spezielle Situation im Sognefjord mag einerseits an seiner Isolation liegen, die eine Einwanderung von "echten" Tiefseearten verhindert und die hohe Dominanz einer eurybathen Art wie *Munida tenuimana* ermöglicht. Zum anderen dürfte der terrestrische Einfluß mit vergleichsweise hohen Sedimentationsraten an organischem Material eine Rolle spielen, der Arten mit hohem Nahrungsbedarf gegenüber hungerresistenten Arten favorisiert.

Literatur

- CHRISTIANSEN, B., in press: A television and photographic survey of megafaunal abundance in central Sognefjorden, western Norway. *Sarsia*, 78.
- HAEDRICH, R.L., G.T. ROWE & P.T. POLLONI, 1975: Zonation and faunal composition of epibenthic populations on the continental slope south of New England. *J. Mar. Res.*, 33: 191-212.
- HAEDRICH, R.L., G.T. ROWE & P.T. POLLONI, 1980: The megabenthic fauna in the deep sea south of New England, USA. *Mar. Biol.*, 57: 165-179.

LAMPITT, R.S., D.S.M. BILLET & A.L. RICE, 1986: Biomass of the invertebrate megabenthos from 500 to 4100m in the northeast Atlantic Ocean. Mar. Biol., 93: 69-81.

OHTA, S., 1983: Photographic census of large-sized benthic organisms in the bathyal zone of Suruga Bay, central Japan. Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo, 15: 1-244.

ROWE, G.T. & R.J. MENZIES, 1969: Zonation of large benthic invertebrates in the deep-sea off the Carolinas. Deep-Sea Res., 16: 531-581.

5.4 Zooplankton des Sognefjords: vorläufige Ergebnisse zur Vertikalverteilung

B. Christiansen & R. Koppelman

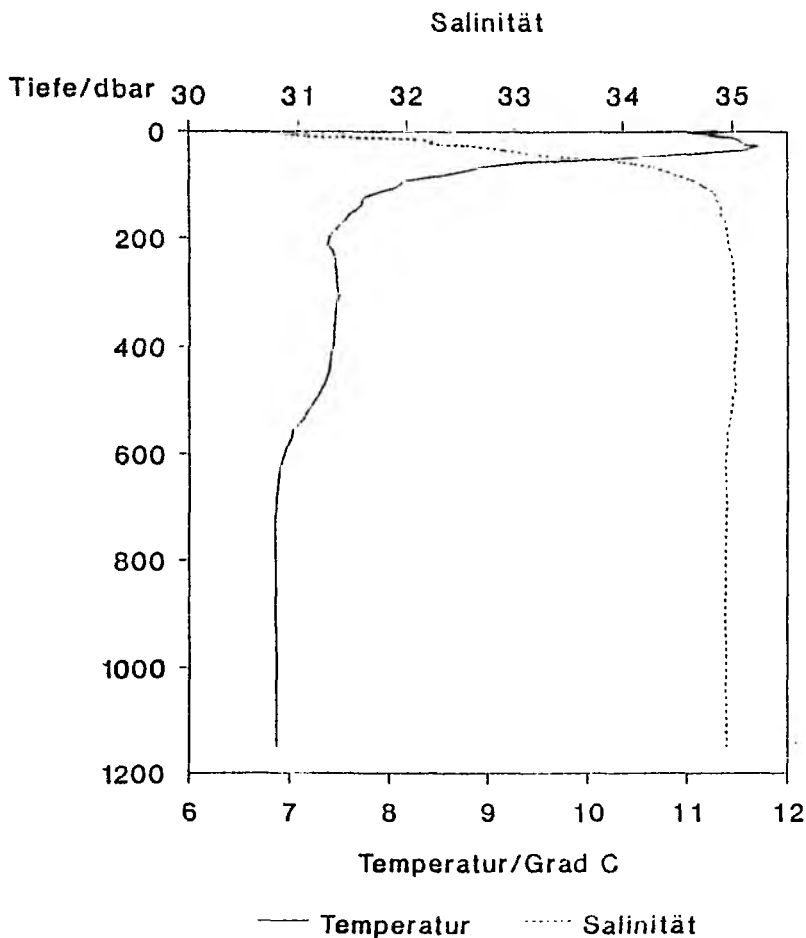
Im Rahmen einer Testfahrt mit dem FS ALKOR in den Sognefjord wurden im zentralen Bereich über einer Wassertiefe von rund 1300m Zooplanktonfänge mit dem MOCNESS (WIEBE et al. 1985) durchgeführt. Der Sognefjord ist das tiefste Fjordsystem der Welt, das allerdings durch flache Schwellen und den breiten Kontinentalschelf vom tiefen Ozean isoliert ist. Interessant erscheint, ob die Zooplanktongemeinschaft ähnlich der des Ozeans im Bereich des Kontinentalhangs ist. Speziell wurde der Frage nachgegangen, ob der in der Norwegischen See dominierende Copepod *Calanus finmarchicus*, der als Ruhestadium in großen Tiefen bis 1000m überwintert, auch im Sognefjord eine Überwinterungspopulation ausbildet.

Es wurden zwei Vertikalprofile vom Boden bis an die Oberfläche mit Tiefenintervallen von 50-150m aufgenommen. Außerdem wurden die Temperatur und der Salzgehalt mit Hilfe der eingebauten MOCNESS-Sonden kontinuierlich registriert. Abbildung 11 zeigt eine salzärmere, wärmere Oberflächenschicht bis ca. 150m und darunter einen nahezu konstanten Salzgehalt. Die Gesamtbiomasse des Zooplanktons ist an der Oberfläche relativ niedrig, nimmt dann bis zu einem Maximum in 200m Tiefe zu und fällt darunter ab (Abb. 12). Die Abundanz des Gesamtzooplanktons, die weitgehend die Konzentration der Copepoden widerspiegelt, ist an der Oberfläche am höchsten, nimmt bis 150m Tiefe stark ab und bleibt darunter ungefähr konstant (Abb. 13). Dabei verlaufen die Vertikalverteilungskurven von *Calanus finmarchicus* und den übrigen calanoiden Copepoden gegenläufig (Abb. 14): Die Anzahl der übrigen Calanoiden ist an der Oberfläche am höchsten und nimmt darunter stark ab. Die Konzentration von *Calanus finmarchicus* dagegen ist oberhalb von 200m am niedrigsten und nimmt dann bis zu einem Maximum in 800m Tiefe stark zu.

Während an der Oberfläche mit dem niedrigeren Salzgehalt neritische Copepodenarten das Zooplankton dominieren, nimmt die Bedeutung von *Calanus finmarchicus* mit zunehmender Tiefe immer mehr zu. In 1000m Tiefe stellt diese Art über 90% aller Calanoiden. Es zeigt sich, daß *Calanus finmarchicus* auch im Sognefjord im Spätherbst in seiner Überwinterungstiefe von 500 bis über 1000m anzufinden ist und somit in diesem Fjordsystem seine ontogenetischen Vertikalwanderungen unternimmt und überwintert. Die Population ist also autochton und nicht auf Einwanderung aus der Norwegischen See im Frühjahr angewiesen.

Literatur

WIEBE, P.H., A.W. MORTON, A.M. BRADLEY, R.H. BACKUS, J.E. CRADDOCK, V. BARBER, T.J. COWLES & G.R. FLIERL, 1985: New developments in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. Mar. Biol., 87: 313-323.



**Abbildung 11: Sognefjord - Temperatur-und Salz-
gehaltsprofil**

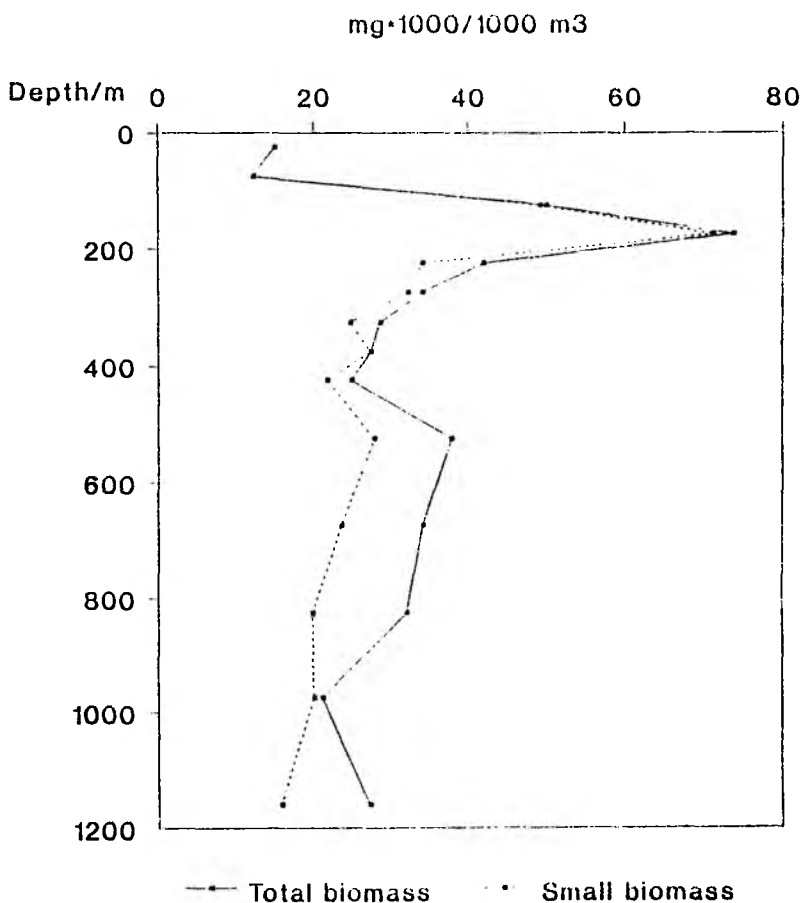


Abbildung 12: Sognefjord - Vertikalverteilung der Zooplanktonbiomasse

N•1000/1000 m³

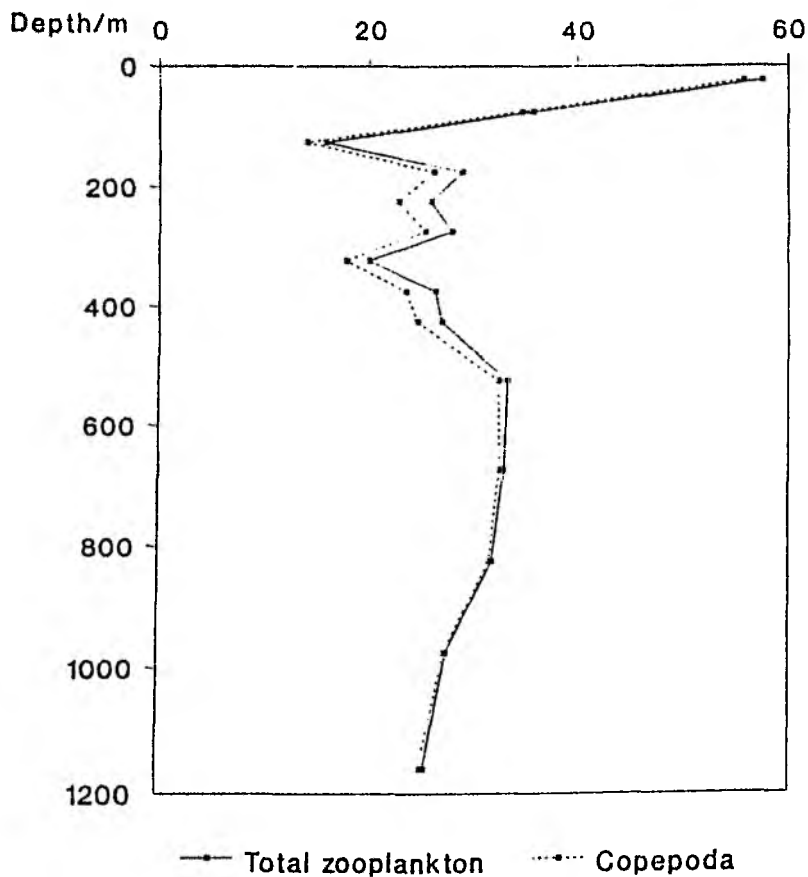


Abbildung 13: Sognefjord - Vertikalverteilung der Zooplanktonabundanz

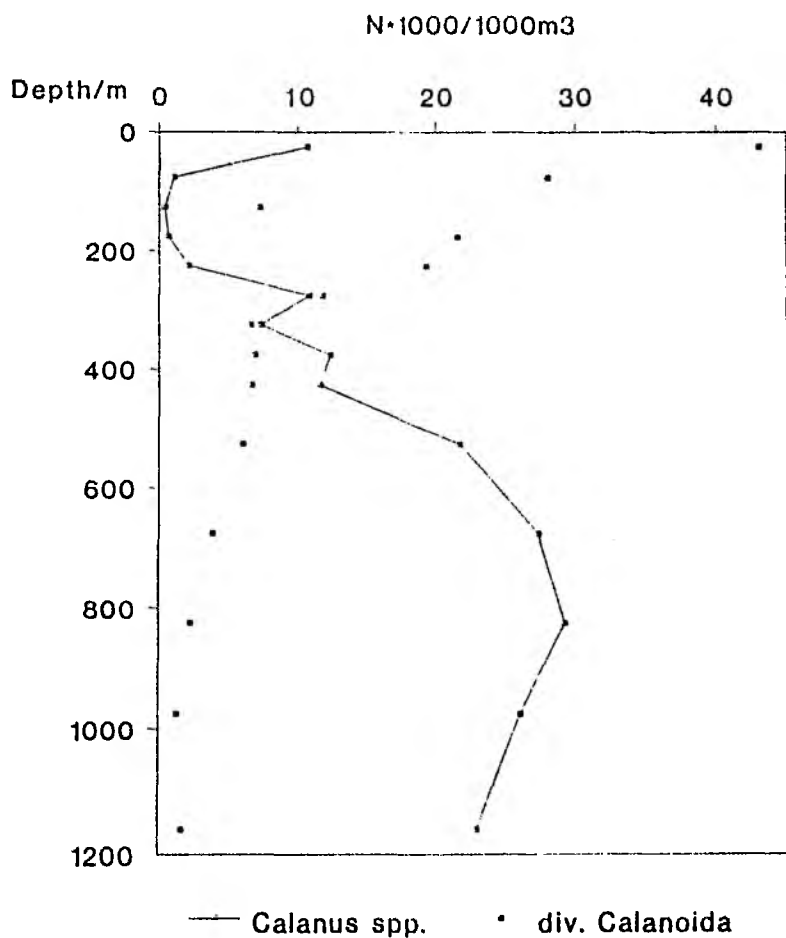


Abbildung 14: Sognefjord - Vertikalverteilung der calanoiden Copepoden

5.5 Erfahrungen mit dem IHF-Video- und Fototrawl B. Christiansen

Auf Abschnitt 6 der METEOR-Reise 21 wurde das IHF-Fototrawl (CHRISTIANSEN & THIEL, 1992) erstmals mit einem Videosystem ausgerüstet. Dies ermöglicht die Übertragung von Fernsehbildern in Echtzeit auf einen Bordmonitor und Videorecorder sowie die Übermittlung von Daten und Kommandos vom und zum Gerät. Auf diese Weise stehen permanent Informationen über die Lage des Trawls, den Druck, die Anzahl der ausgelösten Fotos und den Status des Supranetzes zur Verfügung. Über die Kommandostrecke können die Scheinwerfer sowie die Fotokamera ein- und ausgeschaltet und das Supranetz ausgelöst werden.

Das Aussetzen des Trawls erfolgte bei einer Schiffsgeschwindigkeit von 2kn. Danach stabilisierte sich das Trawl in einem Winkel von 45-55° zur Horizontalen. Das Gerät hatte in 4500m Wassertiefe Bodenkontakt bei einem Drahtlängen- zu Wassertiefenverhältnis von 1.23-1.75. Das Trawl landete normalerweise hinten auf den Kufen in einem Winkel von 50-55° und kippte dann bei weiterem Fieren des Schleppdrahtes in die Horizontale. Es stand wenige Sekunden still am Boden, bevor es begann, sich vorwärtszubewegen. Nach der Landung hatte der Windenfahrer darauf zu achten, daß das Trawl weder abhob noch der Hahnepot am Boden schleifte. Dies erforderte weiteres ständiges Fieren des Schleppdrahtes, andernfalls wurde das Gerät sofort angehoben. Je nach Erfahrung des Windenfahrers dauerte es einige Minuten, bevor die Drahtgeschwindigkeit so eingestellt war, daß das Trawl sich gleichmäßig über den Boden bewegte. Das Drahtlängen- zu Wassertiefenverhältnis am Ende eines Hols lag zwischen 1.53 und 1.95. Dies bedeutet, daß nach der Landung noch weitere 660 bis 2200m Schleppdraht nachgefiert werden mußten.

Normalerweise bewegte sich das Trawl gleichmäßig vorwärts über den Grund. Allerdings boten die flachen, breiten Kufen keine seitliche Führung, so daß das Gerät an Hängen häufig mit erheblicher Geschwindigkeit seitwärts rutschte.

Nachdem sich die Bewegung des Trawls stabilisiert hatte, wurde die Fotokamera eingeschaltet und das Supranetz geöffnet. Es erwies sich als sehr zweckmäßig, das Supranetz nicht sofort nach Bodenkontakt zu öffnen, da bei der Landung große Schlammwolken aufgewirbelt wurden. Das Supranetz blieb rund 60 Minuten geöffnet. Nach 800 Fotos wurde das Trawl gehievt. Es hob dabei sofort vom Boden ab.

Die Videokamera wurde primär für die Steuerung des Fototrawls eingesetzt, da die Übertragung des Videosignals über 11km Koaxialkabel einen nicht unerheblichen Verlust an Auflösung zur

Folge hat. Es waren allerdings auch größere Tiere zu sehen, z.B. Holothurien, Anthozoen und Fische. Es wurde beobachtet, daß große Fische, sowohl Macrouriden (Grenadierfische) als auch Synphobranchiden (Tiefseefische), in der Lage waren, vor dem Trawl zu flüchten. Sie konnten leicht der Bahn des Trawls ausweichen oder eine Weile vor dem Trawl schwimmen und dann zur Seite entkommen. Diese Erfahrung deckt sich mit den Trawlfängen, in denen nur wenige, kleine Macrouriden gefunden wurden.

Auf den Videobildern wurde in der gesamten Wassersäule eine große Anzahl an Partikeln beobachtet, deren Dichte in Bodennähe stark zunahm. Eine Identifizierung der Partikel war in den meisten Fällen nicht möglich. Ein geringer Anteil konnte dem Plankton zugeordnet werden. Bei ausgeschalteten Scheinwerfern wurde vor allem in den oberen 2000m Biolumineszenz beobachtet, die in größeren Tiefen deutlich abnahm.

Eine Quantifizierung der Supranetzfänge war bisher nicht möglich wegen technischer Probleme mit der Netzanzeige und dem Durchflußmesser. Der Schließmechanismus arbeitete jedoch korrekt und ermöglichte weitgehend kontaminationsfreie Fänge aus unmittelbarer Bodennähe.

Ein erster Überblick über das Fotomaterial zeigt, daß rund 90% der Bilder für eine quantitative Analyse der Megafauna brauchbar sind. Bei den früheren Einsätzen des Fototrawls ohne Videokontrolle lag die Bildausbeute im günstigsten Fall bei 50%, z.T. jedoch erheblich niedriger. Die Fotos mehrerer Hols waren sogar völlig unbrauchbar, weil zu viel Draht gesteckt war, der am Boden schleifte, so daß auf den Fotos nur aufgewirbelter Schlamm zu sehen war.

Die Erfahrungen mit dem fernsehgesteuerten Fototrawl zeigen, daß sogar bei ebenem Grund die Schleppdrahtlänge permanent reguliert werden muß, um eine optimale Probennahme zu gewährleisten. Wichtige Faktoren, die das Verhalten des Trawls beeinflussen, sind die Konstanz der Schiffsgeschwindigkeit und die Seegangsverhältnisse. Das Echtzeit-Videosystem erwies sich als ein hervorragendes Instrument, um das Fototrawl optimal zu fahren. Im Gegensatz zu Bodenkontakt- bzw. Kippschaltern oder Bodenabstandsmessern kann die Drahtlänge rechtzeitig so angepaßt werden, daß ein Abheben des Gerätes oder ein Schleifen des Hahnepots vor dem Gerät verhindert wird. Dies ermöglicht es auch, das Trawl an Hängen einzusetzen. Allerdings sollte die Schlepprichtung rechtwinklig zu den Tiefenlinien liegen, da das Trawl sonst seitlich wegrutschen kann. Ein anderes, gerundetes Kufenprofil könnte hier Abhilfe schaffen.

Ein weiterer Vorteil des Videosystems ist, daß Hindernisse unter Umständen rechtzeitig erkannt werden und Gegenmaßnahmen eingeleitet werden können. Das Trawl reagiert sofort auf Hieven des Schleppdrahtes und kann deshalb schnell angehoben werden. Auf

diese Weise konnte eine Beschädigung oder ein Verlust des Trawls auf der METEOR-Fahrt 21 zweimal verhindert werden.

Literatur

CHRISTIANSEN, B. & H. THIEL, 1992: Deep-sea epibenthic megafauna of the northeast Atlantic: Abundance and biomass at three mid-oceanic locations estimated from photographic transects. In: ROWE, G.T. & V. PARIENTE (eds.): Deep-sea food chains and the global carbon cycle. NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 125-138.

5.6 Struktur, Biomasse und Kohlenstoffbedarf der benthopelagischen Fauna in der Tiefsee des NO-Atlantiks

B. Christiansen, W. Beckmann & H. Weikert
(siehe auch CHRISTIANSEN et al., 1993)

Benthopelagisches Plankton und Nekton wurden in drei Untersuchungsgebieten entlang dem 20°W-Meridian auf 59°N, 47°N und 34°N in unterschiedlicher Intensität gesammelt. Erfasst wurden innerhalb der Gruppe des Planktons das große Mesozooplankton und das Makrozooplankton (1m²-MOCNESS), das Mikronekton (10m²-MOCNESS) und innerhalb des Nektons die Amphipoden (beköderte Reusen) und die Fische (Fototransekte und Ottertrawl).

Der Schwerpunkt der Zooplanktonuntersuchungen im Rahmen von BIO-C-Flux lag auf der Verteilung des Planktons und Mikronektons im bodennahen Bereich, in dem starke vertikale Gradienten zu erwarten sind. Bodennahe Zooplanktonfänge (Minimalabstand zum Boden 10m) wurden im Island-Becken und im BIOTRANS-Gebiet mit einem MOCNESS (1m² und 10m²) durchgeführt. Dabei wurde ein Material gewonnen, das erstmals statistisch abgesicherte Aussagen über die Verteilung des Planktons im unmittelbaren Bodenbereich der Tiefsee erlaubt. Die Proben aus dem BIOTRANS-Gebiet, die auf der Expedition M21/6 gewonnen wurden, sind allerdings noch nicht ausgewertet.

Ergebnisse über das bodennahe Zooplankton liegen bisher aus dem Island-Becken vor. Es wurden deutliche vertikale Gradienten innerhalb eines Bereiches von 100 bis 20m über Grund festgestellt. So zeigten sich eindeutige Veränderungen in der Zusammensetzung des Makro- und großen Mesozooplanktons (Abb. 15). Die Bedeutung der Copepoden und der Sonstigen-Gruppe, die hauptsächlich aus gelatinösen Organismen besteht, nahm mit Annäherung an den Boden leicht ab. Dagegen erfolgte eine starke Zunahme des relativen Anteils von Malacostracen. Die Ostracoden blieben ungefähr gleich.

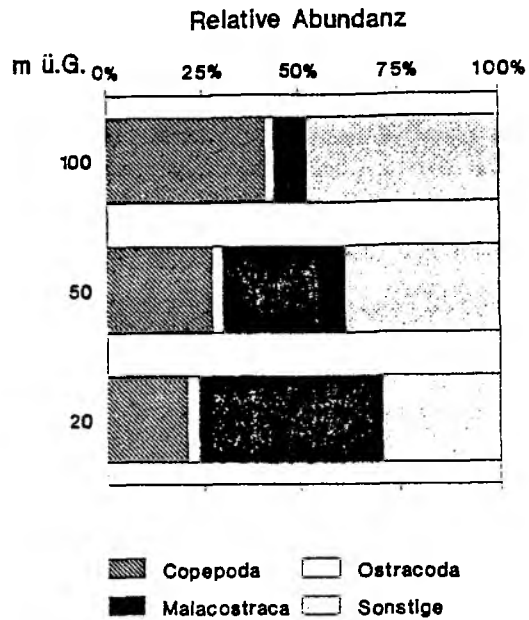


Abbildung 15: Zusammensetzung des bodennahen Zooplanktons im Island Becken

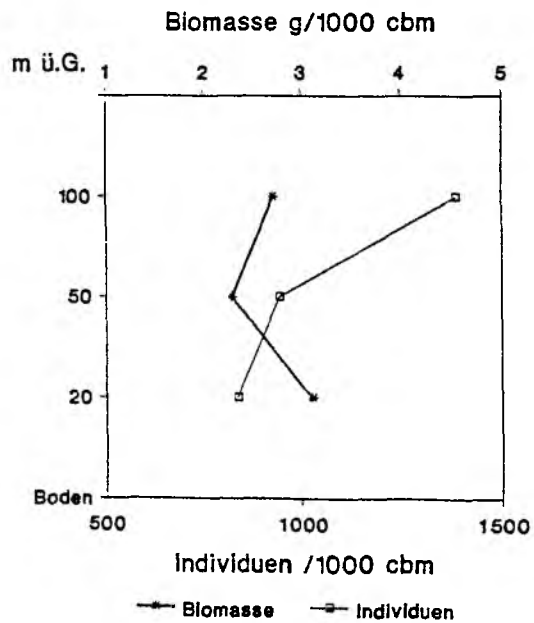


Abbildung 16: Biomasseverteilung (Naßgewicht) des Zooplanktons im bodennahen Bereich des Island-Beckens

Die Tendenzen in der Zooplanktonmenge waren dagegen nicht so eindeutig (Abb. 16). Während sich in der Individuendichte eine Abnahme zum Boden hin andeutete, schien die Biomasse zum Boden hin leicht zuzunehmen. Es erfolgte also eine Zunahme der Durchschnittsgröße. Dies hängt mit der Verschiebung von der Copepoden- zur Malacostracen-Dominanz zusammen.

Die Struktur und Verteilung des benthopelagischen Nektons sind im Kapitel "Megafauna und benthopelagisches Nekton: Regionale Unterschiede zwischen JGOFS-Stationen des Nordostatlantiks" (5.2) beschrieben.

Für den bodennahen Bereich des Island-Beckens (bis 100m über Grund) wurde mit Hilfe von Literaturdaten zur Respiration (SMITH 1978, 1982, 1985, 1992; SMITH et al. 1986) eine Gegenüberstellung der Biomassen und des Kohlenstoffbedarfs (als Respirations-äquivalent) der benthopelagischen Fauna und der epibenthischen Megafauna durchgeführt (Abb. 17). Die benthopelagischen Amphipoden und das Mikronekton konnten dabei nicht berücksichtigt werden, da keine quantitativen Daten aus dem Island-Becken vorliegen. Folgende Formel lag der Berechnung des Kohlenstoffbedarfs zugrunde:

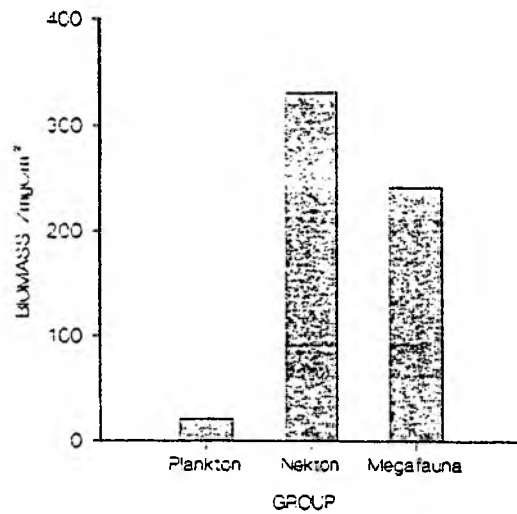
$$C = R * RQ * 12 / 22.4 \quad (\text{OMORI \& IKEDA 1984})$$

R: Sauerstoffbedarf $/\mu\text{l O}_2 \text{ d}^{-1} \text{ m}^{-3}$
RQ: Respiratorischer Quotient $/\mu\text{g C } \mu\text{l O}_2^{-1}$

Die Biomassen des Nektons (nur Fische) und der Megafauna lagen mit 330 bzw. 240 mgCm^{-2} in derselben Größenordnung und um rund eine Zehnerpotenz höher als der Planktonbestand mit ca. 20 mgCm^{-2} . Die Megafauna zeigte mit ca. 1000 $\mu\text{gCm}^{-2}\text{d}^{-1}$ den höchsten Kohlenstoffbedarf. Der Kohlenstoffbedarf des Nektons war mit ca. 150 $\mu\text{gCm}^{-2}\text{d}^{-1}$ rund dreimal so hoch wie der des Planktons mit ca. 50 $\mu\text{gCm}^{-2}\text{d}^{-1}$. Dies bedeutet, daß die Ressourcen des benthopelagischen Planktons allein nicht ausreichen, um den Kohlenstoffbedarf des benthopelagischen Nektons zu decken, das sich überwiegend von pelagischen Organismen ernährt (z.B. HAEDRICH & MERRETT 1992). Zusätzliche Wege der Nahrungsversorgung sind denkbar über die passive Sedimentation großer Partikel (Aas), über aktive Vertikalwanderungen potentieller Nahrungsorganismen oder über aktive Vertikalwanderungen der Fische in höhere Wasserschichten. Außerdem können Anreicherungen von Plankton und Mikronekton in der nicht erfaßten Wasserschicht bis 10m über Grund eine Rolle spielen.

Die stark ergänzungsbedürftigen Ergebnisse über Bestände, Verteilungsmuster und Nahrungsbeziehungen im Benthopelagial zeigen, daß neben dem passiven Detritusfluß auch aktive Wanderungen zumindest des Nektons, wahrscheinlich aber auch des Planktons, für das Nahrungsnetz im Benthopelagial der Tiefsee und

BIOMASS



C DEMAND (RESPIRATION)

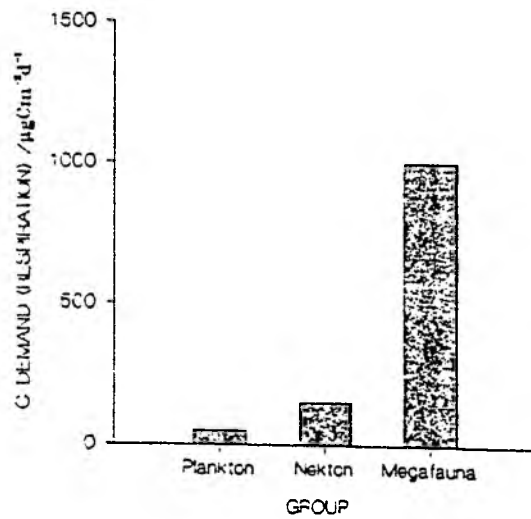


Abbildung 17: Biomasse und Kohlenstoffbedarf des Planktons, Nektons und der Megafauna in den bodennahen 100m der Wassersäule auf 59°N

damit für den Kohlenstofftransport in diesem Kompartiment eine wichtige Rolle spielen können. Über die Konstanz und Intensität dieses Transportes und damit Flußraten ist bisher nichts bekannt.

Literatur

- CHRISTIANSEN, B., W. BECKMANN & H. WEIKERT, 1993: Struktur und Kohlenstoffbedarf der benthopelagischen Fauna in der Tiefsee des NE-Atlantiks. Berichte Fachbereich Geowissenschaften Universität Bremen, 33: 12-13.
- HAEDRICH, R.L. & N.R. MERRETT, 1992: Production/biomass ratios, size frequencies, and biomass spectras in deep-sea demersal fishes. In: ROWE, G.T. & V. PARIENTE (eds.): Deep-sea food chains and the global carbon cycle. NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 157-182.
- OMORI, M. & T. IKEDA, 1984: Methods in marine zooplankton ecology. John Wiley & Sons, New York. 332 pp.
- SMITH Jr., K.L., 1978: Metabolism of the abyssopelagic rattail *Coryphaenoides armatus* measured *in situ*. Nature, 274: 362-364.
- SMITH Jr., K.L., 1982: Zooplankton of a bathyal benthic boundary layer: *In situ* rates of oxygen consumption and ammonium excretion. Limnol. Oceanogr., 30: 461-471.
- SMITH Jr., K.L., 1985: Macrozooplankton of a deep-sea hydrothermal vent: *In situ* rates of oxygen consumption. Limnol. Oceanogr., 30: 102-110.
- SMITH Jr., K.L., 1992: Benthic boundary layer communities and carbon cycling at abyssal depths in the central North Pacific. Limnol. Oceanogr., 37: 1034-1056.
- SMITH Jr., K.L., A.F. CARLUCCI, P.M. WILLIAMS, S.M. HENRICH, R.J. BALDWIN & D.B. GRAVEN, 1986: Zooplankton and bacterioplankton of an abyssal benthic boundary layer: *In situ* rates of metabolism. Oceanol. Acta, 9: 47-55.

5.7 Lichtmikroskopische Untersuchungen zur Zusammensetzung von Phytodetritus aus der Wassersäule R. Koppelman

Im Rahmen eines BIO-C-FLUX assoziierten DFG-Projekts (We 695/14-1) wurden cytochemische und lichtmikroskopische Untersuchungen am Phytodetritusmaterial der Expedition M6/7 durchgeführt (KOPPELMANN, subm.).

Das Material wurde im Mai und April 1988 mit Hilfe eines 1m²-MOCNESS (WIEBE et al. 1985) mit neun 333µm-Netzen mittels Schräghols gewonnen (siehe auch KOPPELMANN & WEIKERT 1992). Es wurden zwei Lokationen beprobt: das BIOTRANS-Gebiet und eine EG-Station, etwa 300km nordöstlich. Aus den Proben wurden die Zooplanktonorganismen aussortiert. Der Rest bestand aus großen Flocken, welche in Proben aus demselben Gebiet zu anderen Zeiten nicht gefunden wurden. Das Naßgewicht dieser Flocken wurde nach TRANTER (1962) bestimmt. Aufgrund der Entstehung und der Zusammensetzung der Flocken scheint der Term Phytodetritus (BILLET et al. 1983) gerechtfertigt zu sein. Die Hauptbestandteile der Detritus-Flocken ("Pellets", Radiolarien, abgebrochene Radiolarienstacheln und Algen) wurden semiquantitativ erfaßt, indem sie bei der mikroskopischen Betrachtung der Flocken folgenden Häufigkeitsklassen zugeordnet wurden: 0 = nicht vorhanden, 1 = selten, 2 = vereinzelt, 3 = häufig, 4 = sehr häufig und 5 = massenhaft.

In der Wassersäule wurde ein erhöhter Bestand an Phytodetritusflocken im Mai gegenüber dem April festgestellt (Abb. 18). Auch ließen sich deutliche Unterschiede bei der semiquantitativen Abschätzung der Hauptkomponenten in den Flocken zwischen den beiden Zeiträumen feststellen (Abb. 19). Zwar unterschied sich die Verteilung der abgebrochenen Radiolarienstacheln nicht, sie konnten durchweg als häufig betrachtet werden, dafür aber die Verteilung der Radiolarien: Während im April ein Maximum zwischen 1600 und 2600m festgestellt wurde, war es im Mai zwischen 3200 und 4200m. Der Gehalt an Pellets zeigte für beide Zeiträume den gleichen Kurvenverlauf, war aber im Mai auf einem höheren Niveau als im April. Fädige Algen (überwiegend Nemalionales) konnten im April in großer Zahl zwischen 2500 und 3200m beobachtet werden, im Mai traten sie nur noch selten auf.

Die Unterschiede in der Gewichts- und Pelletsverteilung lassen sich im wesentlichen durch die fortgeschrittene Phytoplankton- und Salpenblüte (STIENEN & BECKMANN 1989) begründen. Die unterschiedliche Verteilung der Radiolarien deutet darauf hin, daß (1) sie in flacheren Wasserschichten eine wesentliche Rolle in der Formation der Flocken spielen (vgl. RIEMANN 1989) und (2) die Flocken mit einer durchschnittlichen Geschwindigkeit von 50 - 65m/Tag gesunken sind. Die cytochemischen Untersuchungen der Grundmatrixen, welche im wesentlichen aus sauren Mucopolysacchariden bestehen, zeigen an, daß das Material der beiden beprobten Lokationen dieselbe Entstehungsgeschichte haben muß.

Ein interessantes Ergebnis der mikroskopischen Analysen ist die Identifikation fädiger Rotalgen, die normalerweise benthisch im Litoral leben. Die Funde im hochozeanischen Bereich deuten darauf hin, daß diese losgerissen und über weite Strecken verdriftet werden können (vgl. VAN DEN HOEK 1984, 1987).

Insgesamt gesehen scheint das System "Phytodetritus-Flocke" sehr dynamisch zu sein; Formationen und Deformationen der Flocken

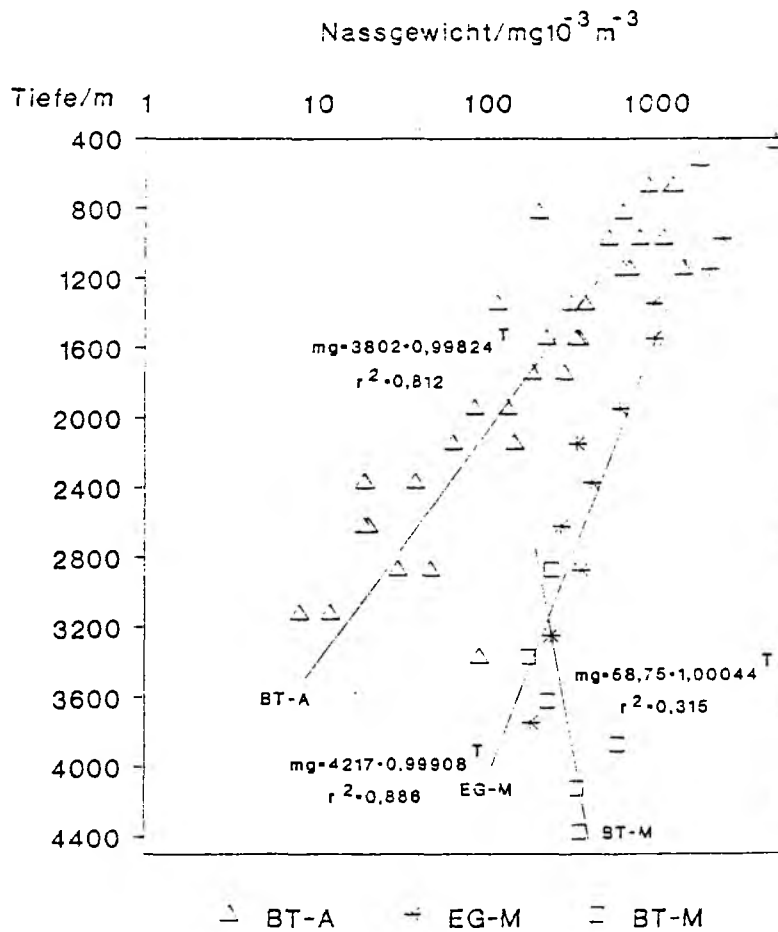


Abbildung 18: Vertikalverteilung des Phytodetritus im BIOTRANS-Gebiet im April (BT-A) und Mai (BT-M) und an der EG-Station (EG-M) im Mai. Die durchgezogenen Linien repräsentieren exponentielle Regressionen (verändert nach KOPPELMANN, subm.)

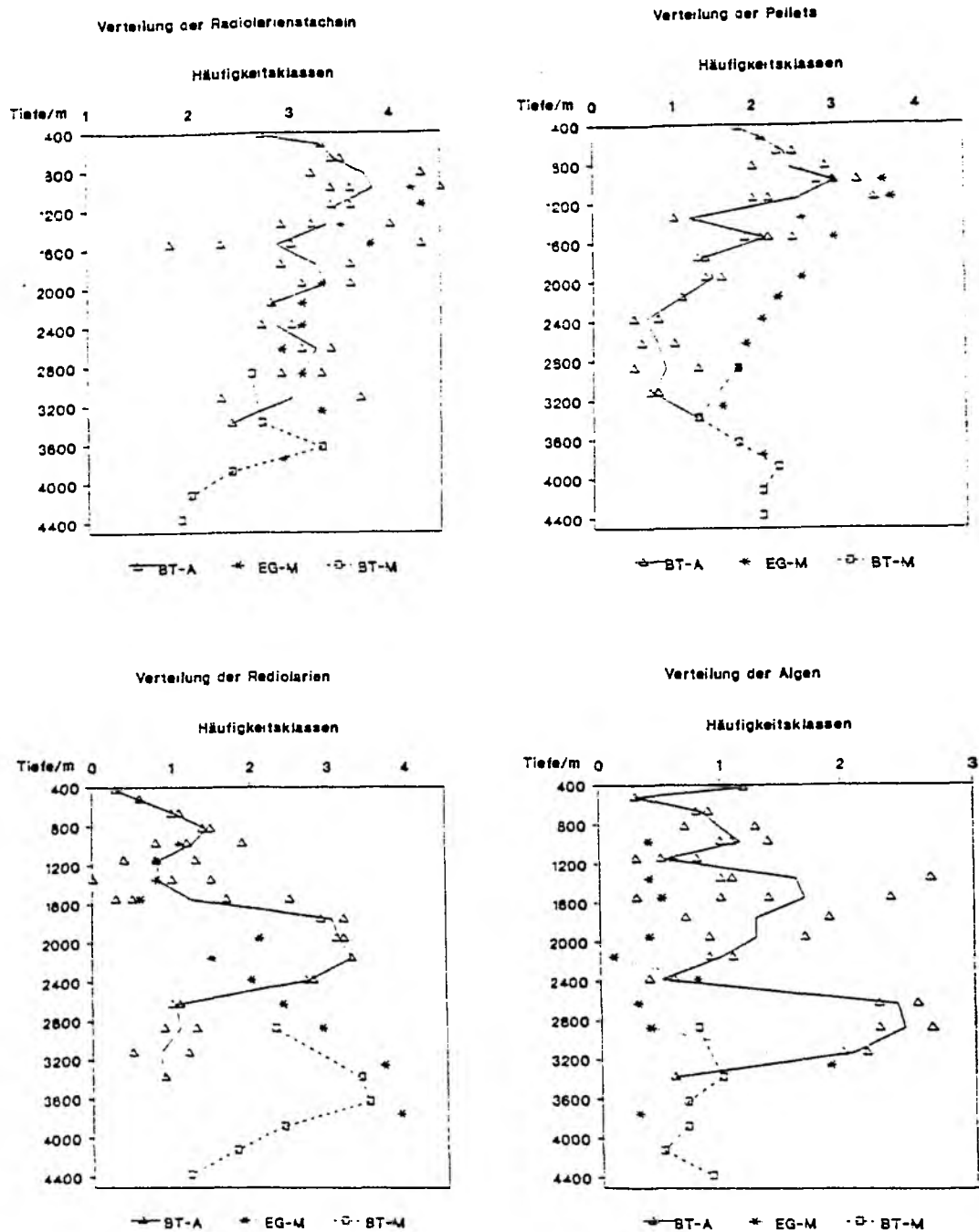


Abbildung 19: Vertikalverteilung der Hauptbestandteile des Phytodetritus. BT-A = BIOTRANS-Gebiet, April. EG-M = EG-Station, Mai. BT-M = BIOTRANS-Gebiet, Mai. Das BT-A Polygon repräsentiert das arithmetrische Mittel. 0 = nicht vorhanden, 1 = selten, 2 = vereinzelt, 3 = häufig, 4 = sehr häufig, 5 = massenhaft (verändert nach KOPPELMANN, subm.)

finden anscheinend andauernd statt (vgl. auch ALLDREDGE & SILVER 1988). Die Materialverluste in größeren Tiefen deuten darauf hin, daß Wegfraß und bakterieller Abbau kontinuierlich stattfinden. Reaktionen benthischer Organismen auf den Nahrungseintrag sind bereits publiziert (GOODAY 1988; LAMBSHEAD & GOODAY 1990; TYLER et al. 1990). In den Därmen von Copepoden wurden ebenfalls Bestandteile der Phytodetritus-Flocken festgestellt (KOPPELMANN, unveröff. Daten). Weitere nahrungsspezifische Untersuchungen werden zur Zeit durchgeführt.

Literatur

- ALLDREDGE, A.L. & M.W. SILVER, 1988: Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Prog. Oceanog.*, **20**: 41-82.
- BILLETT, D.S.M., R.S. LAMPITT, A.L. RICE & R.F.C. MANTOURA (1983): Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep sea benthos. *Nature*, **302**: 520-522.
- GOODAY, A.J., 1988: A response by benthic Foraminifera to the deposition of phytodetritus. *Nature*, **332**: 70-73.
- HOEK, C. VAN DEN, 1984: World-wide latitudinal and longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of rhodophytan genera. *Helgoländer Meeresunters.*, **38**: 227-257.
- HOEK, C. VAN DEN, 1987: The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. *Helgoländer Meeresunters.*, **41**: 261-272.
- KOPPELMANN, R., subm.: Cytochemical and light microscopical observations on phytodetritus in the water column. *Marine Ecology, Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*.
- KOPPELMANN, R. & H. WEIKERT 1992: Full-depth zooplankton profiles over the deep bathyal of the NE Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **86**: 263-272.
- LAMBSHEAD, P.J.D. & A.J. GOODAY, 1990: The impact of seasonally deposited phytodetritus on epifaunal and shallow infaunal benthic foraminiferal populations in the bathyal northeast Atlantic: the assemblage response. *Deep-Sea Res.*, **37**: 1263-1283.
- RIEMANN, F., 1989: Gelatinous phytoplankton detritus aggregates on the Atlantic deep-sea bed. Structure and mode of formation. *Mar. Biol.*, **100**: 533-539.
- STIENEN, C. & W. BECKMANN, 1989: Partikelfluß im Nordatlantik bei 47°N/20°W (JGOFS Station). *Berichte Fachbereich Geowissen-*

schaften Universität Bremen, 6: 20-25.

TRANTER, D.J., 1962: Zooplankton abundance in Australian waters. Aust. J. mar. Freshwat. Res., 13: 106-142.

TYLER, P.A., D.S.M. BILLET & J.D. GAGE, 1990: Seasonal reproduction in the seastar *Dytaster grandis* from 4000m in the North-East Atlantic Ocean. J. mar. biol. Ass. U.K., 70: 173-180.

WIEBE, P.H., A.W. MORTON, A.M. BRADLEY, R.H. BACKUS, J.E. CRADDOCK, V. BARBER, T.J. COWLES & G.R. FLIERL, 1985: New developments in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. Mar. Biol., 87: 313-323.

5.8 Zooplanktonverteilung in der freien Wassersäule und im bodennahen Bereich des NO-Atlantiks

R. Koppelman, W. Beckmann & H. Weikert

Ziel der Zooplanktonuntersuchungen im Projekt BIO-C-FLUX war es, die saisonalen und geographischen Änderungen der Bestandsgröße, der taxonomischen Zusammensetzung und der vertikalen Verteilung des Zooplanktons und Mikronektons in der bodennahen Wasserschicht (Benthopelagial) zu erforschen (s. Kapitel 5.6). Im Rahmen einer Diplomarbeit (KOPPELMANN 1990) mit daraus resultierenden Publikationen (KOPPELMANN & WEIKERT 1992; WEIKERT & KOPPELMANN 1993, in prep.) konnte in Ergänzung zur Aufgabenstellung im Projekt die darüberliegende Wassersäule untersucht werden. Dieser Lebensraum weist ebenso wie der benthopelagische charakteristische faunistische Strukturierungen auf. Sie nehmen Einfluß auf den Nahrungstransfer und sind daher für das Leben in der bodennahen Wasserschicht und am Meeresboden (Benthos) von vitaler Bedeutung.

Die Nahrungsversorgung der Tiefsee erfolgt fast ausnahmslos über die Primärproduktion in der oberen lichtdurchfluteten Wasserschicht. Das dort produzierte Material gelangt als Detritus bzw. über die Nahrungskette in die Tiefsee. Die Kenntnis über Individuenzahlen, Biomassen und faunistische Strukturen in der Wassersäule hilft, die Vorgänge der Stoffflüsse im System Tiefsee über einfache Input/Output-Bilanzierungen hinaus zu verstehen.

Vertikalverteilung des Zooplanktons im BIOTRANS-Gebiet

Mit Hilfe eines 1m²-MOCNESS (WIEBE et al. 1985) (333µm-Netze) konnte die Wassersäule im BIOTRANS-Gebiet und einer 300km nordöstlich gelegenen EG-Station während der METEOR-Reise 6/7 in feinskalierten Tiefenintervallen aufgelöst werden. Beide Lokatio-

nen wiesen einen extrem hohen Bestand an Thaliaceen (*Salpa fusiformis*) auf (STIENEN & BECKMANN 1989). Eine windbedingte Absenkung der Thermokline hatte zu einer kontinuierlichen Nährstoffzufuhr in die oberflächlichen Wasserschichten geführt. Die resultierende hohe Primärproduktion wurde offenbar durch die Salpen intensiv abgeweidet, da der Bestand an Phytoplankton (Chlorophyll) gering blieb. Salpen sind äußerst effiziente Filtrierer, so daß sich nur wenig anderes Zooplankton entwickeln konnte. Dieser restliche Zooplanktonbestand in den oberen 500 Metern der Wassersäule war verglichen mit anderen Autoren auffällig gering (Tab. 2; KOPPELMANN & WEIKERT 1992), entsprach aber in seiner Zusammensetzung derjenigen in anderen Gebieten: Copepoden dominierten (86,5%) vor Ostracoden (6,5%) und Malacostracen (3,8%) (Tab. 3). Innerhalb der Copepoda waren die Calanoida die bedeutendste Gruppe (Abb. 20). Cyclopoida waren mit bis zu 40% des Bestandes in den oberen 300m häufig. In größeren Tiefen bewegte sich ihr Anteil um 5 - 15%. Harpacticoida waren von geringer Bedeutung. Lediglich in Tiefen über 2000m trat *Aegisthus* so. in größeren Abundanzen (um 2% des Gesamtbestandes) auf (WEIKERT & KOPPELMANN 1993).

Tabelle 2: Standing stock (ind. m⁻²) in den oberen 400 - 500m verschiedener ozeanischer Gebiete. 1 = Ind. < 5 mm, ohne Protozoa, 2 = Tagesprofile, 3 = Cold-core Eddy, 4 = Mittelwert über eine längere Periode. TZ = Gesamt-zooplankton, C = Copepoda (nach KOPPELMANN & WEIKERT 1992).

	Atlantic BIOTRANS site (this study)		Atlantic 48°N, 21°W (Beckmann et al. 1987)	Atlantic 46°30'N, 8°W (Colman 1962)		Atlantic 32°N, 64°W Deevey & (Brooks 1977)	
Depth/m	TZ	C	TZ	TZ	C	C	C
0 — 400	17300	13960	41400 — 50700	-	-	-	-
0 — 500	-	-	-	55260	42280	79700	12900
Mesh size (µm)	333	333	300	230	230	202	363
Remarks	1,2	1,2	2,3	2	2	4	4

Tabelle 3: Standing stock der wichtigsten Zooplanktongruppen (Ind. m^{-2}). RA = Relative Abundanz zum Gesamtzooplankton (nach WEIKERT & KOPPELMANN, 1993).

Depth/m	Copepoda		Ostracoda		Malacostr.		Remainder		Total	
	Day	Night	Day	Night	Day	Night	Day	Night	Day	Night
0-100	5391	15493	271	511	965	983	677	137	7304	17124
RA	19.5	41.3	1.0	1.4	3.5	2.6	2.4	0.4	26.4	45.7
100-1050	15346	15208	1324	1709	236	205	832	337	17738	17459
RA	55.4	40.5	4.8	4.6	0.8	0.5	3.0	0.9	64.0	46.5
1050-2250	2098	2053	102	101	9.9	12.5	20.8	18.8	2231	2185
RA	7.6	5.5	0.4	0.3	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	8.0	5.8
2250-4000	393	522	41.9	66.7	4.0	29.1	3.0	3.5	442	621
RA	1.4	1.4	0.2	0.2	<0.1	0.1	<0.1	<0.1	1.6	1.7
4000-4500		103		17.2		1.3		0.9		122
RA		0.3		<0.1		<0.1		<0.1		0.3
Total	232283	3379	1739	2405	1215	1231	1533	497	27715	37511
RA	83.9	89.0	6.4	6.5	4.3	3.2	5.4	1.3	100.0	100.0

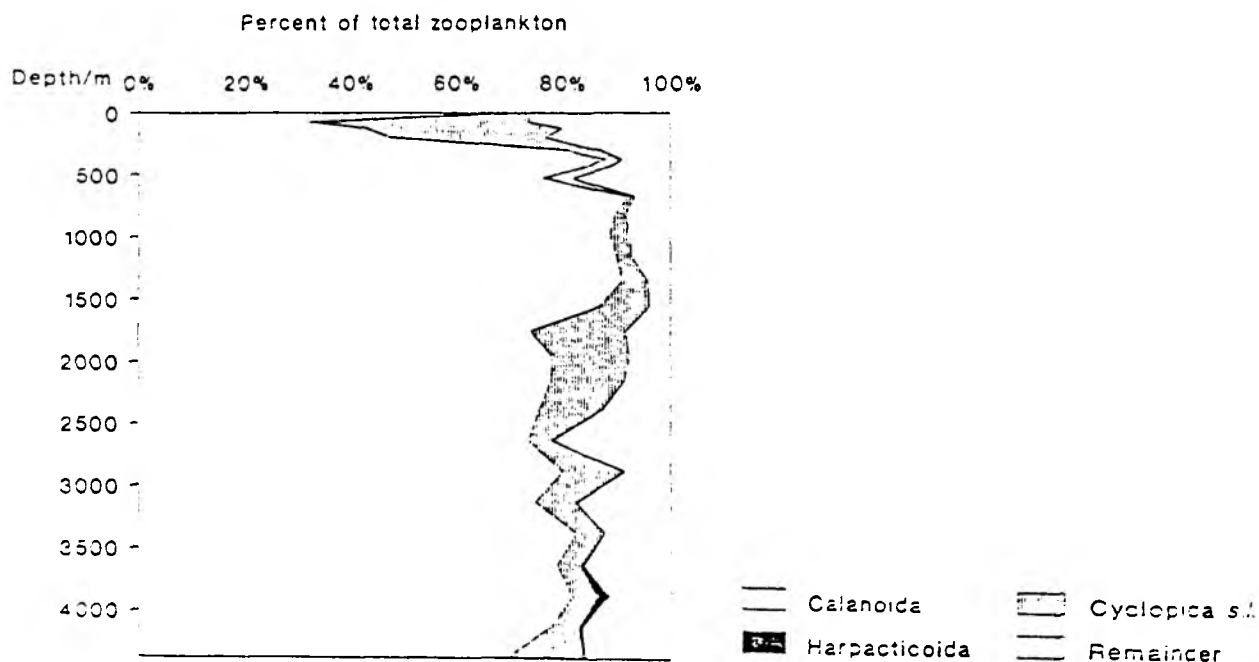


Abbildung 20: Relative numerische Anteile der Calanoida, Cyclopoida sensu lato und Harpacticoida zum Gesamtzooplankton im NO-Atlantik (nach WEIKERT & KOPPELMANN 1993)

Die Gesamtverteilung des Zooplanktons in der Wassersäule unterhalb von 1000m wich deutlich von der bisher als exponentiell beschriebenen Abnahme ab. Unterhalb von 2500m war die Individuen- und Biomasseabnahme deutlich reduziert (Abb. 21). Eine Vielzahl von Ursachen (Nahrungsangebot, Resuspension, "Upward Flux", faunistische Veränderungen, Nahrungsbeziehungen) können dafür verantwortlich gemacht werden. Eine Potenzregression ($\log y = \log a + b * \log x$; y = Individuen- bzw. Biomassekonzentration, x = Wassertiefe) zeigt nicht nur eine bessere Anpassung an das beobachtete Verteilungsbild als die "traditionelle" exponentielle Regression: Unterschiedliche maximale Fangtiefen werden kompensiert, so daß die Vergleichbarkeit von Vertikalprofilen aus anderen Meeresteilen verbessert wird und damit regionale Unterschiede im vertikalen Stofftransport deutlicher hervortreten (KOPPELMANN & WEIKERT 1992; WEIKERT & KOPPELMANN, in Vorbereitung).

Der Vergleich der Atlantikbiomassendaten mit anderen Biomasse-Daten aus verschiedenen ozeanischen Gebieten (VINOGRADOV 1968; WISHNER 1980a; ANGEL & BAKER 1982; ROE 1988) bestätigt frühere Vergleiche mit exponentiellen Regressionen: die Steigungen der Regressionen zeigen keinen signifikanten Unterschied. Das deutet darauf hin, daß die Prozesse des vertikalen Materialflusses in den meisten bathypelagischen Systemen des offenen Ozeans ähnlich sind. Festgestellte Unterschiede in den Achsenabschnitten können auf verschiedene Produktivitäten an der Oberfläche oder verschiedene Methodiken zurückgeführt werden (KOPPELMANN & WEIKERT 1992).

Erfolgt jedoch ein Vergleich der Atlantikdaten mit Zooplankton- und Biomassendaten aus weitgehend isolierten Meeresgebieten (östliches Mittelmeer und zentrales Rotes Meer), ergeben sich deutliche Unterschiede in den Steigungen. Die höchste Zooplanktonabnahme wurde im Roten Meer festgestellt, das östliche Mittelmeer nahm eine Mittelstellung ein, und die Abnahme im Atlantik war am geringsten. Erhöhte "Recycling"-Prozesse und höhere Abbauraten in den oberen 1000m der wärmeren Mittelmeere können wahrscheinlich für die nachgewiesenen Unterschiede verantwortlich gemacht werden (WEIKERT & KOPPELMANN, in Vorbereitung)

Faunistische Strukturen

Die vertikalen Strukturen von Zooplanktongemeinschaften in den oberen 1000 Metern der Wassersäule (Epi- und Mesopelagial) werden wesentlich durch vertikale Gradienten physikalischer (Temperatur, Salzgehalt) und chemischer Umweltparameter (Sauerstoff) beeinflusst; Verteilungsmuster von Organismen - insbesondere von Copepoden - sind für verschiedene ozeanische Gebiete quantitativ beschrieben worden (z.B. DEEVEY & BROOKS 1977; MCGOWAN & WALKER 1979; ROE 1972a-d, 1984; WEIKERT 1982). Über vertikale Zonierungen in der bathypelagischen Zooplanktongemeinschaft unterhalb von 2000 Metern Tiefe, deren Ursache weniger in

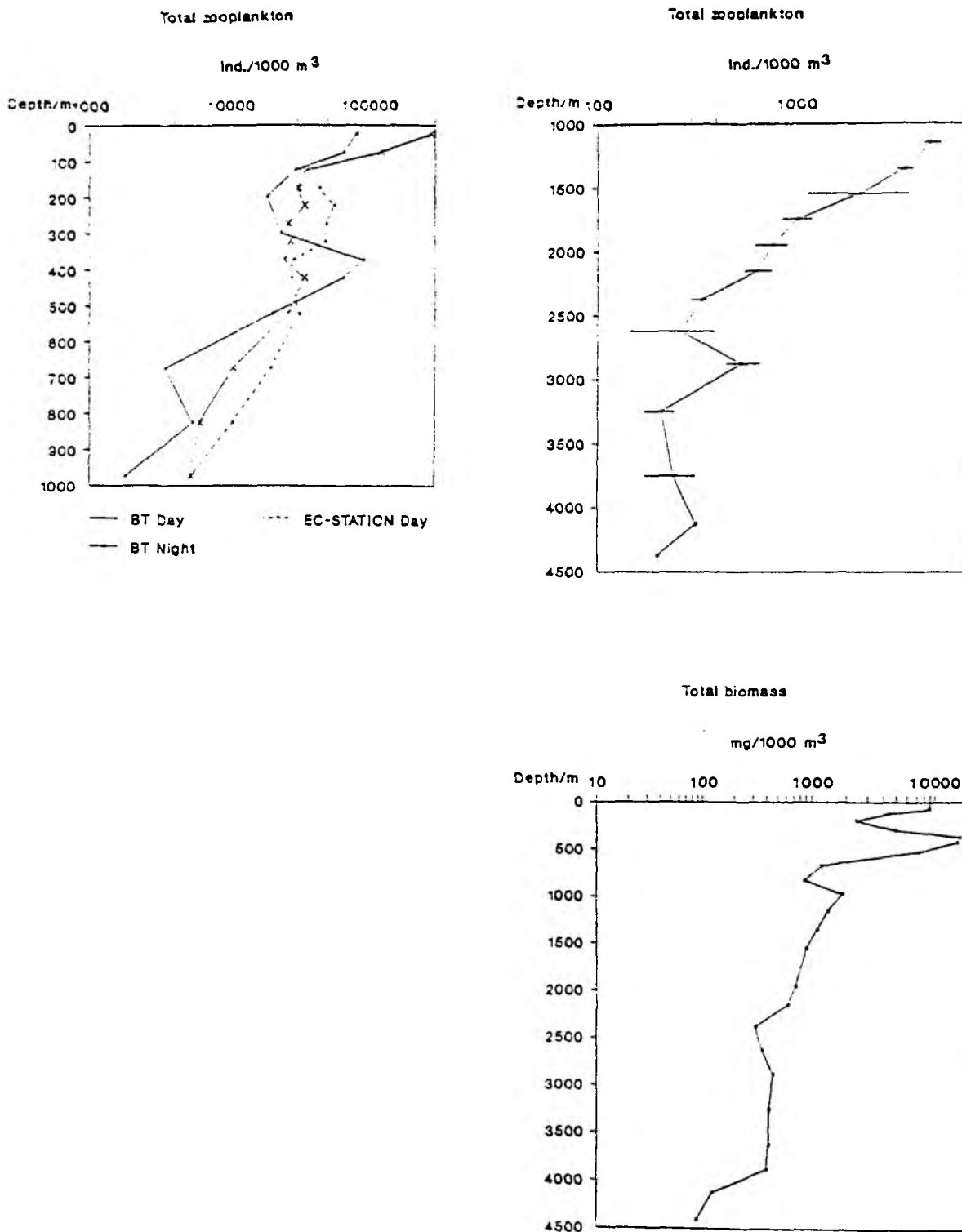


Abbildung 21: Vertikalverteilung der Zooplanktonindividuen und der Zooplanktonbiomasse im BIOTRANS-Gebiet und an der EG-Station (nach KOPPELMANN & WEIKERT 1992)

Änderungen der eingangs erwähnten physikalisch-chemischen Parameter, als vielmehr in der Quantität und Qualität der verfügbaren Nahrung zu sehen ist, ist bisher nur wenig bekannt (z.B. ANGEL 1983; SCOTTO DI CARLO et al. 1984; WEIKERT & TRINKAUS 1990; WEIKERT & KOPPELMANN 1993). In dem BIO-C-FLUX vorangegangenen Projekt BIOTRANS wurden Daten aus über 3400 Meter Wassertiefe publiziert (BECKMANN 1988; BECKMANN & WEIKERT 1990). Durch die Zusammenfassung aller mit dem $1m^2$ -MOCNESS auf den Reisen METEOR 70, METEOR 6 und POLARSTERN 08 gewonnenen Proben soll im Folgenden eine grobe Skizzierung vertikaler Strukturen innerhalb der Copepodenfauna im BIOTRANS-Gebiet auf der Basis eines fundierten Datensatzes vorgenommen werden. Die Stationsdaten finden sich in BECKMANN & WEIKERT (1990) und KOPPELMANN & WEIKERT (1992).

Abbildung 22 zeigt die vertikale Verteilung der relativen Anteile für einige Formen der calanoiden Copepoden in der gesamten Wassersäule. Auffällig ist die Dominanz der Familie Metridiidae im Meso- und oberen Bathypelagial und die vertikale Segregation der beiden Gattungen *Pleuromamma* und *Metridia* (Abbildung 23), auf die bereits ROE (1972c) hinwies. Bei der Gattung *Pleuromamma* handelt es sich um tagesperiodisch starke Vertikalwanderer. Eine vertikale Zonierung für Arten verwandter Genera ist auch in anderen Familien wie den Euchaetidae, Lucicutiidae (ausschließlich durch die Gattung *Lucicutia* vertreten), Heterorhabdidae und Augaptilidae gegeben, deren mesopelagische Vertreter weniger

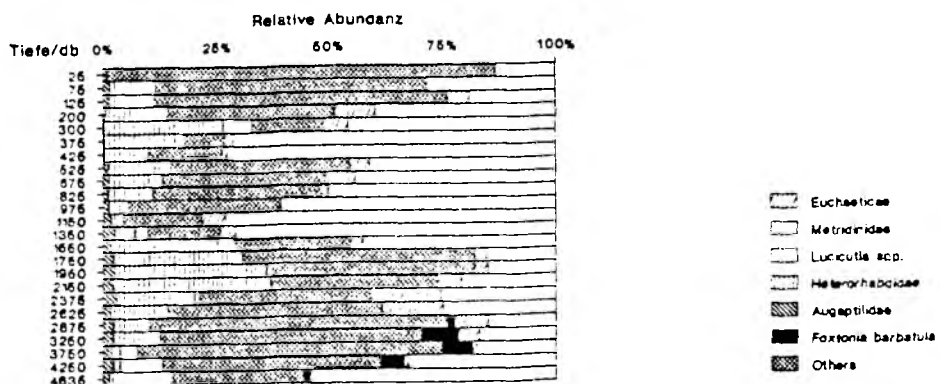


Abbildung 22: Vertikalverteilung der relativen Anteile der wichtigsten Taxa der Calanoida im BIOTRANS-Gebiet

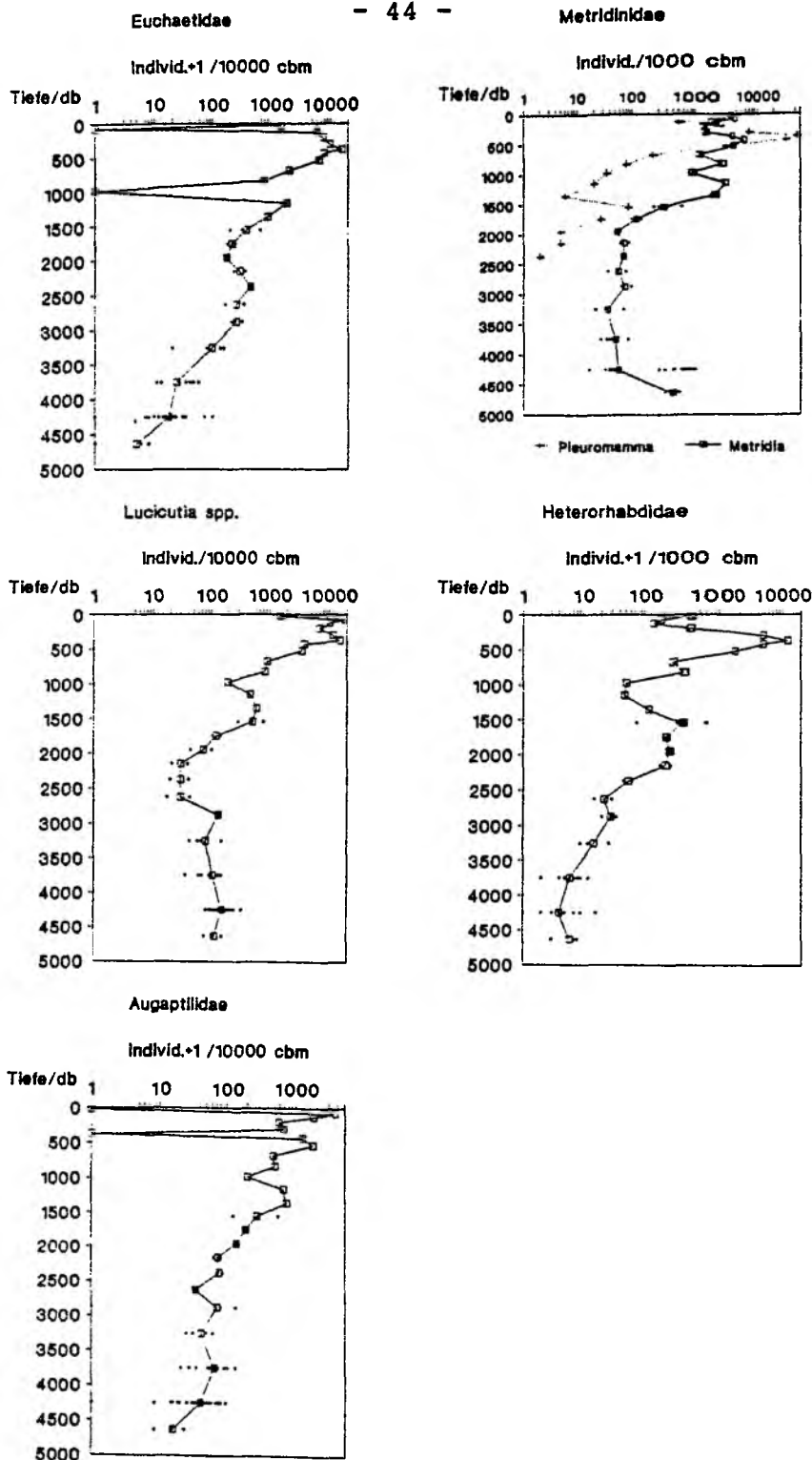


Abbildung 23: Die Vertikalverteilung der Individuen einiger ausgewählter Familien der Copepoda Calanoida im BIO-TRANS-Gebiet. Die Linien verbinden Werte aus einem Tagprofil (0-1450m Tiefe, Reise M6/7; WEIKERT & KOPPELMANN 1993) mit den Mittelwerten aller Daten aus Tiefen über 1450m der Reisen METEOR (alt) 70, METEOR 6 und POLARSTERN 08.

stark wandern als *Pleuromamma*, jedoch in Verbindung mit der vertikalen hydrographischen Zonierung deutlich abgegrenzte Tiefenbereiche bevorzugen (siehe z.B. LONGHURST 1985; WEIKERT 1982). In den Vertikalprofilen der Individuenkonzentrationen auf dem Familien-Niveau (Abbildung 23) deutet sich dieser Sachverhalt bereits an.

Ein beträchtlicher Anteil der calanoiden Copepoden konnte aus Zeitgründen taxonomisch nicht näher differenziert werden bzw. verschiedene Formen wurden in Abbildung 22 nicht differenziert dargestellt. So stellten in den oberen 100 Metern erwartungsgemäß Calanidae, Pseudocalanidae und Paracalanidae den Hauptanteil der Gruppe der "Sonstigen". Aetideidae traten im Mesopelagial, Spinocalanidae im Bathypelagial stärker in Erscheinung.

Für drei auffallende Copepoda-Gattungen bzw. -Arten des tiefen Bathypelagials kann die Vertikalverteilung quantitativ beschrieben werden. Es zeigt sich, daß die Art *Foxtonia barbatula* (Copepoda Calanoida) und die Gattung *Hyalopontius* (Copepoda Siphonostomatoida) in einer enger umrissenen Tiefenschicht leben (Abbildung 24).

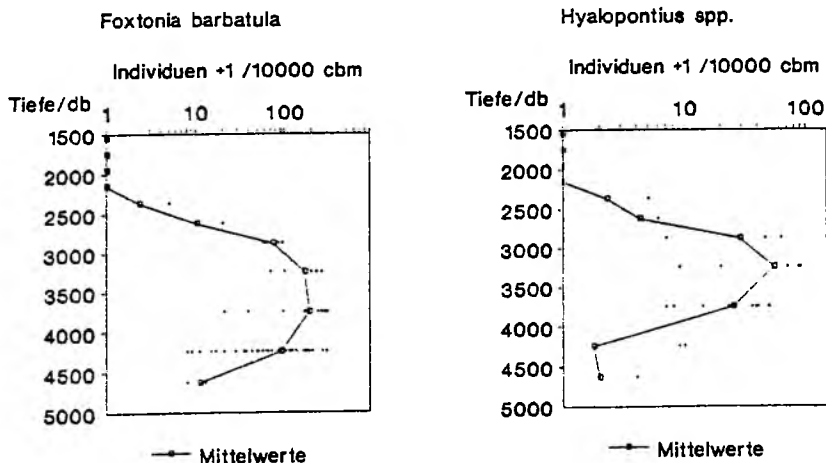


Abbildung 24: Die Vertikalverteilung der Copepoden *Foxtonia barbatula* und *Hyalopontius* spp. im BIOTRANS-Gebiet. Daten der Reisen METEOR (alt) 70, METEOR 6 und POLARSTERN 08 (s. Text)

Foxtonia barbatula wurde hauptsächlich zwischen etwa 3000 und 4500m Tiefe angetroffen mit maximalen Abundanzen zwischen 3500 und 4000m. Ähnlich unserer Ergebnisse fingen HÜLSEMANN & GRICE (1963), GRICE & HÜLSEMANN (1965, 1967), WHEELER (1970) und ROE (1988) *Foxtonia barbatula* nur in Tiefen über 2000m bis maximal 5100m (ROE 1988). Diese Art war relativ häufig, und ROE (1988) zeigte sich überrascht, daß *Foxtonia* durch seine Häufigkeit nicht schon früher als von HÜLSEMANN & GRICE (1963) entdeckt wurde. Dabei handelt es sich bei den während BIO-C-FLUX und des Vorläuferprogramms BIOTRANS gefangenen Exemplaren ganz überwiegend um weibliche CIV-Stadien (K. Schulz, persönliche Mitteilung). Wahrscheinlich besteht bei der Art ein ausgeprägter geschlechtlicher Dimorphismus. Die Männchen von *Foxtonia barbatula* sind bislang unbekannt, so daß die Abundanzwerte unterschätzt sind.

Auch der siphonostomatoide Copepode *Hyalopontius*, der eine ähnliche Tiefenverteilung wie *Foxtonia barbatula* zeigt, wurde bisher nur unterhalb 2000m Tiefe gefunden (vgl. BOXSHALL 1979).

Der misophrioide Copepode *Benthomisophria* (Abb. 25) trat ebenfalls nur in Tiefen unterhalb 2000m auf. Die Konzentrationszunahme mit zunehmender Wassertiefe ist mit der Annäherung an den Meeresboden korreliert (vgl. BOXSHALL & ROE 1980; BECKMANN 1988; BECKMANN & WEIKERT 1990) und deutet auf eine benthopelagische Lebensweise hin.

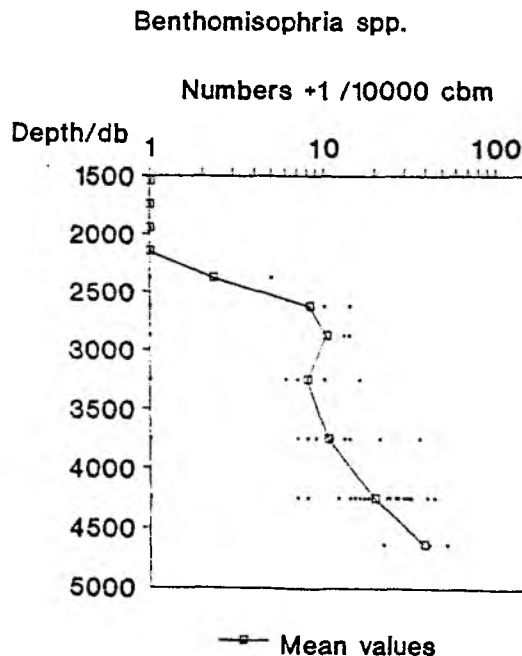


Abbildung 25: Die Vertikalverteilung des Copepoden *Benthomisophria* spp. im BIOTRANS-Gebiet. Daten der Reisen METEOR (alt) 70, METEOR 6 und POLARSTERN 08

Die erwähnten Verteilungsmuster von Planktonorganismen im Bathypelagial sind lediglich als Beispiele zu betrachten; eine weitergehende taxonomische Analyse des Probenmaterials würde für viele Arten sicherlich weitere oder ähnliche Verteilungsbilder liefern.

Betrachtet man die absolute und die relative Vertikalverteilung von Copepoden im Bathypelagial des BIOTRANS-Gebiets, so läßt sich zusammenfassend folgende grobe Vertikalzonierung der Zooplanktongemeinschaft vornehmen:

- In einer Tiefe von etwa 1450 bis 2550m bildeten Heterorhabdidae über 20% der Calanoida-Fauna. Die höchsten relativen Abundanzen wurden zwischen 1850 und 2250m (34-35%) festgestellt.
- Der Bereich zwischen etwa 2250 und 2750m war charakterisiert durch erhöhte relative Abundanzen (13-16%) der Euchaetidae.
- Im tiefen Bathypelagial (etwa 2750 bis 4250m) traten als "Indikatoren" die Copepoden *Hyalopontius* und *Foxtonia barbata* in Erscheinung.
- Unterhalb etwa 4000m Tiefe fanden sich erhöhte Konzentrationen von *Benthomisophria*. Dieses "Bodensignal" äußert sich offenbar auch in einer erhöhten relativen Häufigkeit der Gattung *Lucicutia* sowie erhöhten absoluten und relativen Abundanzen (bis 54% innerhalb der Calanoida) der *Metridia* spp.. *Metridia*-Arten wurden auch von WISHNER (1980b) als wichtige Komponenten der bathypelagischen Planktongemeinschaft beschrieben.

Die beschriebene vertikale Grobzonierung der Copepodenfauna im Bathypelagial des BIOTRANS-Gebietes deckt sich zumindest teilweise mit Strukturänderungen der Ostracodenfauna, die ANGEL (1983) in Tiefen von etwa 1900, 2200, 2700 und 3500m Tiefe feststellte und die offenbar durch das Auftreten räuberischer Formen des Mikronektons kontrolliert werden. Obwohl der Stofftransport im Bathypelagial vieler Gebiete des offenen Ozeans ähnlich ist, widerlegen die vorhandenen Ergebnisse über bathymetrische Vorkommensmuster die bisherige Ansicht, daß das Bathypelagial in sich ein gleichförmiger Lebensraum sei.

Literatur

- ANGEL, M.V., 1983: A vertical profile of planktonic ostracods from depths of 1500-3900m at a northeast Atlantic station. In: MADDOCKS, R.F. (ed.), Applications of Ostracoda. Univ. Houston Geosc., 549-559.

- ANGEL, M.V. & A. de C. BAKER, 1982: Vertical distribution of the standing crop of plankton and micronekton at three stations in the Northeast Atlantic. *Biol. Oceanogr.*, 2: 1-30.
- BECKMANN, W., 1988: The zooplankton community in the deep bathyal and abyssal zones of the eastern North Atlantic. Preliminary results and data lists from MOCNESS hauls during cruise 08 of the RV "POLARSTERN". *Ber. Polarforsch.*, 42: 57 pp.
- BECKMANN, W. & H. WEIKERT, 1990: Zooplankton. In: PFANNKUCHE, O., W. BECKMANN, B. CHRISTIANSEN, K. LOCHTE, G. RHEINHEIMER, H. THIEL & H. WEIKERT: BIOTRANS - Biologischer Vertikaltransport und Energiehaushalt in der bodennahen Wasserschicht der Tiefsee. *Ber. Zentrum f. Meeres- und Klimafor-schung Univ. Hamburg*, 10: 78-103.
- BOXSHALL, G.A., 1979: The planktonic copepods of the northeastern Atlantic Ocean: Harpacticoida, Siphonostomatoida and Mormonilloida. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 35: 201-264.
- BOXSHALL, G.A. & H.J.S. ROE, 1980: The life history and ecology of the aberrant bathypelagic genus *Benthomisophria* SARS, 1909 (Copepoda: Misophrioida). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 38(1): 9-41.
- DEEVEY, G.B. & A.L. BROOKS, 1977: Copepods of the Sargasso Sea off Bermuda: Species composition, and vertical and seasonal distribution between the surface and 2000m. *Bull. mar. Sci.*, 27: 256-291.
- GRICE, G.D. & K. HÜLSEMAN, 1965: Abundance, vertical distribution and taxonomy of calanoid copepods at selected stations in the northeast Atlantic. *J. Zool.*, 146: 213-262.
- GRICE, G.D. & K. HÜLSEMAN, 1967: Bathypelagic calanoid copepods of the western Indian Ocean. *Proc. U.S. nat. Mus.* 122: 1-67.
- HÜLSEMAN, K. & G.D. GRICE, 1963: A new genus and species of bathypelagic calanoid copepod from the North Atlantic. *Deep-Sea Res.*, 10: 729-734.
- KOPPELMANN, R., 1990: Vergleichende Untersuchung zu Verteilungsmustern von Zooplankton im NO-Atlantik und in Mittelmeeren der ariden Klimazone (Europäisches Mittelmeer und Rotes Meer). Diplomarbeit, Fachber. Biologie der Univ. Hamburg, 113 pp.
- KOPPELMANN, R. & H. WEIKERT, 1992: Full-depth zooplankton profiles over the deep bathyal of the NE Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86: 263-272.

- LONGHURST, A.R., 1985: Relationship between diversity and the vertical structure of the upper ocean. *Deep-Sea Res.*, **32**: 1535-1570.
- MCGOWAN, J.A. & P.W. WALKER, 1979: Structure in the copepod community of the North Pacific Central Gyre. *Ecol. Monogr.*, **49**: 195-226.
- ROE, H.S.J., 1972a: The vertical distributions and diurnal migrations of calanoid copepods collected on the SOND cruise, 1965. I. The total population and general discussion. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52**: 277-314.
- ROE, H.S.J., 1972b: The vertical distributions and diurnal migrations of calanoid copepods collected on the SOND cruise, 1965. II. Systematic account: families Calanidae up to and including the Aetideidae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52**: 315-343.
- ROE, H.S.J., 1972c: The vertical distributions and diurnal migrations of calanoid copepods collected on the SOND cruise, 1965. III. Systematic account: families Euchaetidae up to and including the Metridiidae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52**: 525-552.
- ROE, H.S.J., 1972d: The vertical distributions and diurnal migrations of calanoid copepods collected on the SOND cruise, 1965. IV. Systematic account of families Lucicutiidae to Candaciidae. The relative abundance of the numerically most important genera. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52**: 1021-1044.
- ROE, H.S.J., 1984: The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. The copepods. *Prog. Oceanog.*, **13**: 353-388.
- ROE, H.S.J., 1988: Midwater biomass profiles over the Madeira Abyssal Plain and the contribution of copepods. In: BOXS-HALL, G.A. & H.K. SCHMINKE (eds.), *Biology of copepods*. *Hydrobiologia* **167/168**: 169-181.
- SCOTTO DI CARLO, B., A. IANORA, E. FRESE & J. HURE, 1984: Vertical zonation patterns for mediterranean copepods from the surface to 3000m at a fixed station in the Tyrrhenian Sea. *J. Plankton Res.*, **6**: 1031-1056.
- STIENEN, C. & W. BECKMANN, 1989: Partikelfluß im Nordatlantik bei 47°N/20°W (JGOFS Station). In: BERGER, W.H. & G. WEFER, *Partikelfluß und Kohlenstoffkreislauf im Ozean*. *Ber. Fachber. Geowiss. Univ. Bremen*, **6**: 20-25.
- VINOGRADOV, M.E., 1968: Vertical distribution of the oceanic zooplankton. *Academy of Sciences of the U.S.S.R., Inst. of Oceanography, Moscow* (Transl. from Russian by Israel Program for Scientific Translations), 339 pp.

- WEIKERT, H., 1982: The vertical distribution of zooplankton in relation to habitat zones in the area of the Atlantis II Deep, Central Red Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8**: 129-143.
- WEIKERT, H. & R. KOPPELMANN, 1993: Vertical structural patterns of deep-living zooplankton in the NE Atlantic, the Levantine Sea and the Red Sea: a comparison. *Oceanol. Acta*, **16**: in press.
- WEIKERT, H. & R. KOPPELMANN, in Vorbereitung: Differences in deep-water vertical profiles of zooplankton abundance at bathyal sites in the NE Atlantic, the Levantine Sea and the Red Sea, and possible ecological implications.
- WEIKERT, H. & S. Trinkaus, 1990: Vertical mesozooplankton abundance and distribution in the deep Eastern Mediterranean Sea SE of Crete. *J. Plankton Res.*, **12**: 601-628.
- WHEELER, E.H., 1970: Atlantic deep-sea calanoid Copepoda. *Smithson. Contrib. Zool.*, **55**: 1-31
- WIEBE, P.H., A.W. MORTON, A.M. BRADLEY, R.H. BACKUS, J.E. CRADDOCK, V. BARBER, T.J. COWLES & G.R. FLIERL, 1985: New developments in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. *Mar. Biol.*, **87**: 313-323.
- WISHNER, K.F., 1980a: The biomass of the deep-sea benthopelagic plankton. *Deep-Sea Res.*, **27**: 203-216.
- WISHNER, K.F., 1980b: Aspects of the community ecology of deep-sea, benthopelagic plankton, with special attention to gymnopleid copepods. *Mar. Biol.*, **60**: 179-187.

6 BERICHTE UND ERGEBNISSE AUS DER ARBEITSGRUPPE BENTHOS

6.1 **Standing stock, Aktivität und Respirationsraten des Tiefseebenthos im NO-Atlantik** O. Pfannkuche

6.1.1 Einleitung

Die benthischen Lebensgemeinschaften des offenen Ozeans werden bis auf die Biocoenosen der Hydrothermalquellen und "Cold Seeps" von Detritusfressern dominiert, ökologischen Gruppen, die auf den Eintrag von partikulärer Substanz (POM) angewiesen sind. POM sedimentiert aus dem ozeanischen Epipelagial im Gefolge von Planktonblüten. Die Qualität und Quantität der sedimentierenden Partikel ist äußerst variabel in der Herkunft, im Größenspektrum und in der saisonalen Zusammensetzung und reflektiert die verschiedenen Vorgänge im Plankton (FOWLER & KNAUER 1986, ALLREDGE & SILVER 1988), aber auch die Abbau- und Modifikationsvorgänge im Meso- und Bathypelagial. Während im offenen Ozean vertikale Sedimentationsvorgänge vorherrschen, können mit zunehmender Annäherung an den Kontinentalhang advective Transportprozesse von POM eine wichtige Rolle spielen. Die Sedimentation von POM ist auch im offenen Ozean, besonders in Gebieten mit saisonaler Planktonproduktivität, großen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen, wie Sinkstoffallenuntersuchungen zeigten (DEUSER et al. 1981; HONJO 1984; HONJO & MANGANINI 1993; TAKAHASHI 1986). Direkte Beweise für das Auftreten von saisonalen Sedimentationspulsen am Tiefseeboden lieferten verankerte Kamerasysteme (LAM-PITT 1985; HECKER 1990), Sedimentprobennahmen mit dem Multiple corer (BILLETT et al. 1983; RICE et al. 1986; THIEL et al. 1988/1989 und die Messungen chloroplastischer Pigmente in Tiefseesedimenten (PFANNKUCHE 1993; PFANNKUCHE & LOCHTE 1993). Der größte Teil des am Tiefseeboden deponierten POM wird weitgehend remineralisiert (SMITH & BALDWIN 1984; NORIKI & TSUNOGAI 1986; COLE et al. 1987; JAHNKE & JACKSON 1987; LOCHTE & TURLEY 1988; PFANNKUCHE 1992), was die direkte Koppelung des Tiefseebenthos an die Prozesse im Epipelagial demonstriert und zeigt, daß Stoffflüsse im Benthos durch die Deposition von POM gesteuert werden. Individuelle Sedimentationspulse, wie z.B. der Sedimentationspuls von Salpenkotpillen, und eine spezifische Reaktion benthischer Organismen konnten verfolgt werden (PFANNKUCHE & LOCHTE 1993). Die Reaktionszeiten des Benthos auf Sedimentationsereignisse sind erstaunlich kurz. Sie liegen im Bathyal bei weniger als einer Woche (GRAF 1989) und im Abyssal bei ca. einer Woche (siehe PFANNKUCHE et al. dieser Bericht Kapitel 6.2). Die oben kurz umrissenen Ergebnisse zeigen, daß eine dynamische Koppelung zwischen dem Epipelagial und dem abyssalen Benthos besteht und daß der "Zustand" einer benthischen Lebensgemeinschaft das unmittelbar vor der jeweiligen Untersuchung aufgetretene Sedimentationsgeschehen von POM reflektiert.

Der vorliegende Bericht vergleicht den standing stock, die Aktivität und die Respirationsraten des Benthos an den Stationen des internationalen North Atlantic Bloom Experiments (NABE; DUCK-LOW & HARRIS 1993), an dem BIO-C-FLUX mit benthischen Untersuchungen an 3 Stationen teilnahm. Bei den untersuchten Stationen handelte es sich um das:

- Madeira-Becken in 34°N/20°W (Wassertiefe 5120m),
- BIOTRANS-Gebiet in 47°10'N/19°35'W (Wassertiefe 4460m),
- Island-Becken in 59°15'N/21°04'W (Wassertiefe 2900m).

Die Untersuchungen im Island-Becken wurden im Juli 1989, im Madeira-Becken im Mai 1990 und im BIOTRANS-Gebiet im Juni 1990 und im August 1989 durchgeführt. Die NABE-Studie im Rahmen der Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) verfolgte als übergreifendes Ziel die Quantifizierung der Prozesse, die im Epipelagial des offenen Ozeans für die primäre Bildung biogener Partikel und gelöster Substanzen verantwortlich sind, die Verfolgung des Schicksals dieser autotrophen Primärprodukte, sowie die Abschätzung der Bedeutung der Planktonblüte für die bio-geochemischen Kreisläufe des Ozeans. BIO-C-FLUX untersuchte im Rahmen der Studie die Auswirkungen der sedimentierenden Frühjahrsblüte auf das Benthos. Abbildung 26 zeigt die wesentlichen, die Entwicklung von saisonalen Planktonblüten bestimmenden ozeanographischen Faktoren. Tiefe Winterkonvektion im Nordatlantik versorgt die ozeanische Deckschicht mit 2 - 14 μ Mol Nitrat, das die wesentliche limitierende Größe für die Frühjahrsblüte des Phytoplanktons nach Wiederstratifizierung der Wassersäule bildet. Der Süd-Nord-Gradient der Winternitratwerte von 2 μ Mol bei 40°N bis 12 - 14 μ Mol bei 65°N bewirkt einen entsprechenden Gradienten in der Höhe der Primärproduktion.

6.1.2 Methoden

Die benthischen Untersuchungen wurden in allen drei Untersuchungsgebieten jeweils in einem mit Transpondern markierten Feld durchgeführt. Das Transponderfeld war als Quadrat mit 3000m x 3000m Kantenlängen ausgelegt. Die Sedimentproben wurden um den Feldmittelpunkt in einem Radius von 1000m vorgenommen.

Für die Benthosprobennahmen wurden zwei Geräte eingesetzt. Ein Kastengreifer (Probengröße 50cm x 50cm) in einer von uns weiterentwickelten Version des "USNEL-spade corers" (THIEL 1980) und ein Multicorer (BARNETT et al. 1984). Mit dem Multicorer gewonnene Sedimentproben wurden zur Bearbeitung der Meio- und Nanofauna, der Bakterien im Sediment und im Bodenkontaktwasser und für biochemische Analysen verwendet. Kastengreiferproben dienten dem Fang von Makrofauna und größerer Meiofauna (Organismen im Siebrest $\geq 0,5$ mm).

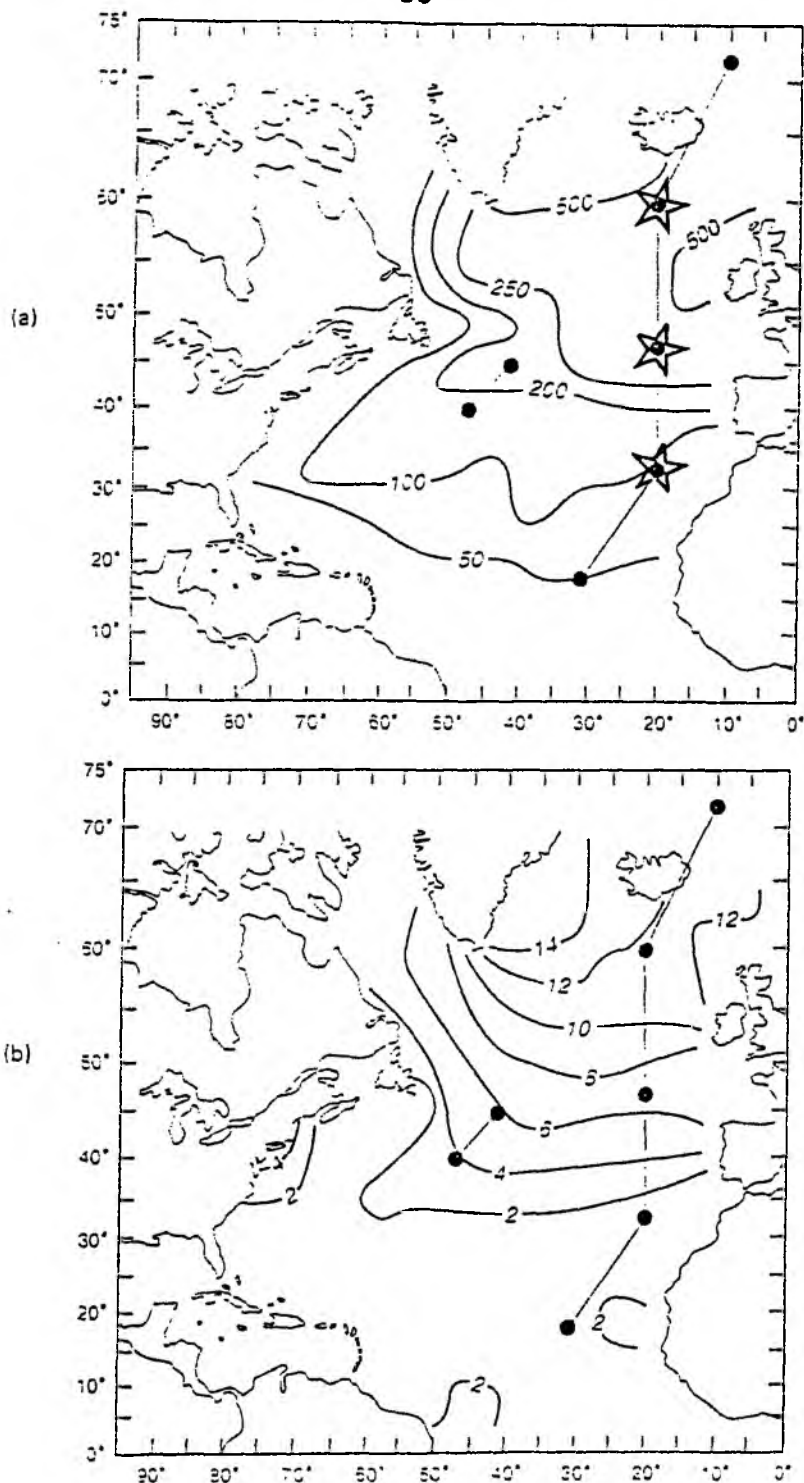


Abbildung 26: Karte des NABE-Untersuchungsgebietes im NO-Atlantik. Die BIO-C-FLUX-Stationen sind mit einem Stern gekennzeichnet. (a) Tiefen der Winterkonvektion. (b) geschätzte Winterwerte des Nitrat-Gehalts im Oberflächenwasser ($\mu\text{Mol/l}$). Karte aus DUCKLOW & HARRIS (1993).

Aus den Greiferserien wurde der Kasteninhalt bis in eine Sedimenttiefe von 20cm gesiebt. Für die Makrofauna wurde ein Sieb der Maschenweite 1mm verwendet. Ein Viertel einer jeden Kasten-greiferprobe wurde zur Analyse der größeren Meiofauna zusätzlich durch ein Sieb der Maschenweite 0,5mm gespült. Der Siebrest wurde an Bord in 4%-igem Formalin fixiert. Die Proben wurden später nach höheren Taxa sortiert und deren Abundanz und Biomasse bestimmt.

Proben für Meiofaunaorganismen (Siebklasse $\leq 0.5\text{mm}$) und Proben für biochemische Sedimentanalysen wurden einem randomisierten Satz von 12 Multicorerrohren entnommen. Meiofaunateilproben wurden mit Kleinstechrohren (Oberfläche $3,5\text{cm}^2$) bis in eine Tiefe von maximal 10cm entnommen. Die Sedimentkerne wurden in 1cm-Abschnitte unterteilt und jeweils in 4%-igem Formalin konserviert. Die Proben wurden später unter dem Stereomikroskop nach höheren Taxa sortiert.

Sediment zur Analyse chemischer Summenparameter wurde ebenfalls mit Kleinstechrohren bis in eine Sedimenttiefe von 10cm genommen, in 1cm-Abschnitte untergliedert und direkt an Bord gemessen. Folgende Parameter wurden an jeweils 3 - 5 Parallelproben gemessen (die Methodik wurde in PFANNKUCHE & THIEL 1987 und in THIEL et al. 1986, beschrieben):

- partikuläres Gesamtadenylat (ATP/ADP/AMP) als Biomasseparameter,
- partikuläre Proteine als Biomasseparameter in γ -Globulinäquivalenten,
- Chlorophyll a und Phäopigmente als Maß für das Sedimentationspotential primärorganischer Substanzen.

Die Aktivität der benthischen Lebensgemeinschaft wurde durch Messung des ATP-Gehalts und der Aktivität des Elektronen-Transport-Systems (ETS) erfaßt. Mit dieser Methode wird auf Grund des Probenvolumens insbesondere die Aktivität der Bakterien, Nanofauna und Meiofauna gemessen.

Die *in situ* Remineralisationsraten der Sedimentlebensgemeinschaft wurde über die Messung des Sauerstoffverbrauchs registriert (PFANNKUCHE 1992). Für die Messung der *in situ* Respirationsraten der Sedimentlebensgemeinschaft wurde das Freifall-Greifer-Respirometer (FFGR) eingesetzt (PFANNKUCHE & LOCHTE 1990).

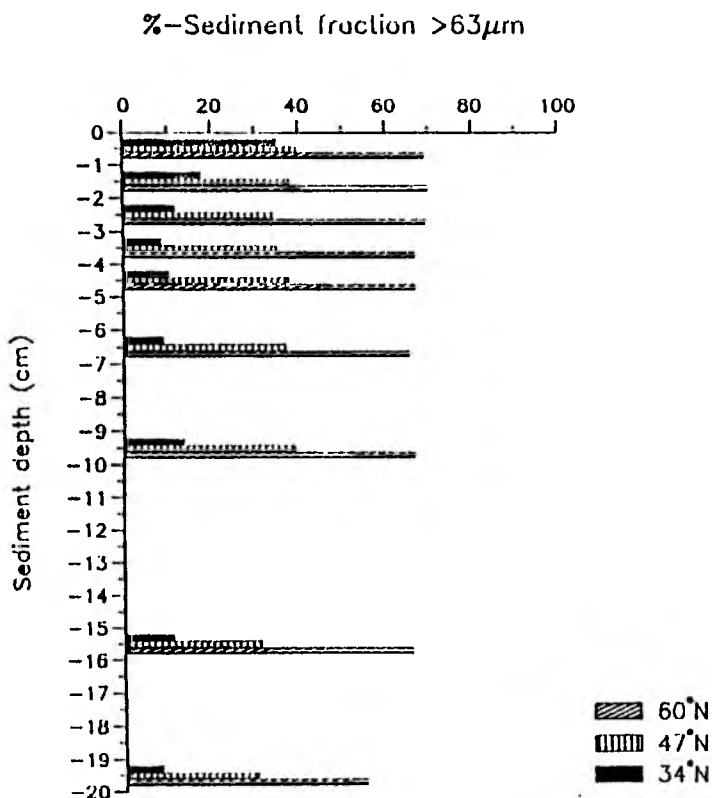


Abb. 27: Korngrößenanteile der Fraktionen $\geq 63\mu\text{m}$ an den Sedimenten des Island-Beckens (59°N), des BIOTRANS-Gebiets (47°N) und des Madeira-Beckens (34°N)

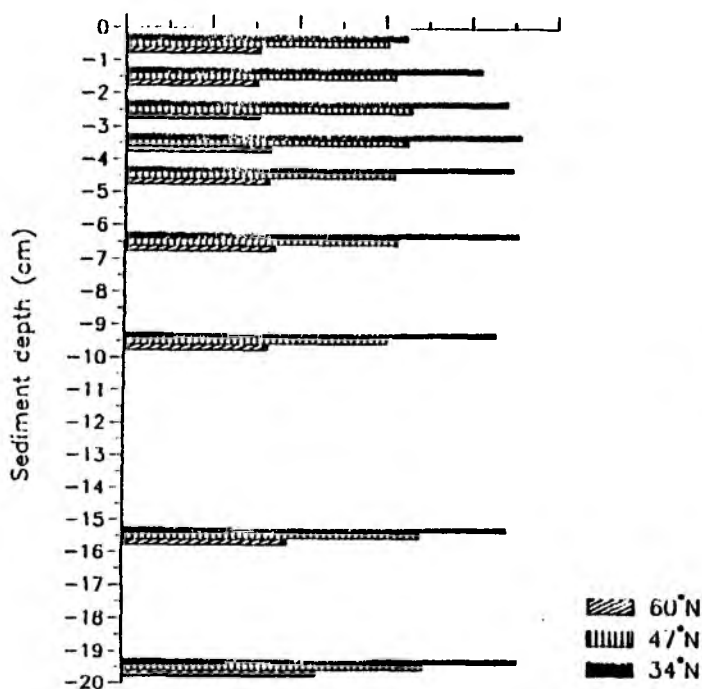


Abb. 28: Korngrößenanteile der Fraktionen $\leq 63 \mu\text{m}$ an den Sedimenten des Island-Beckens (59°N), des BLOTTRANS-Gebiets (47°N) und des Madeira-Beckens (34°N)

6.1.3 Ergebnisse

Sedimenstruktur der Probenorte

Die Zusammensetzung der Sedimente im Island-Becken (Abb. 27, 28) zeigt ein Vorherrschen von Fein- und Mittelsanden. Die Korngrößenfraktion $\geq 63\mu\text{m}$ erreicht einen Anteil bis zu 70%. Mit zunehmender Sedimenttiefe nimmt der Anteil dieser Fraktion bis auf 60% ab. Im BIOTRANS-Gebiet überwiegen die Anteile der Siltfraktion ($\leq 63\mu\text{m}$, Schluff und Tone); der Anteil der Fraktion $\geq 63\mu\text{m}$ (Sande) ist deutlich geringer als im Island-Becken. Er liegt maximal bei 40% und nimmt mit zunehmender Sedimenttiefe bis auf 30% ab. Die Sedimentstruktur im Madeira-Becken ist deutlich von den beiden anderen Stationen unterschieden. Der Anteil der Fraktion $\leq 63\mu\text{m}$ liegt mit Ausnahme des ersten Zentimeters zwischen 80 - 90%.

Ein Vergleich der Wassergehalte in den Sedimenten zeigte ebenfalls signifikante Unterschiede zwischen den Probenorten (Abb. 29). Die Sedimente des Madeira-Beckens hatten deutlich höhere Wassergehalte mit über 70% in den oberen drei Zentimeter. Dieser Wert nahm in tieferen Sedimentschichten bis auf 60% ab. Die Wassergehalte im Island-Becken lagen gegenüber dem BIOTRANS-Gebiet um etwa 5% höher, mit einem Maximumwert bei 63%. Mit zunehmender Sedimenttiefe nahm der Wert auf 58% ab. Im BIOTRANS-Gebiet waren die Wassergehalte nur im obersten Zentimeter über 60%, darunter war eine Abnahme mit zunehmender Sedimenttiefe bis auf 50% festzustellen. Eine signifikante saisonale Differenz der Wassergehalte an der BIOTRANS-Station konnte nicht festgestellt werden.

Chloroplastische Pigmente

Der Gehalt an sedimentgebundenen chloroplastischen Pigmenten wird als Maß für das Sedimentationspotential von Phytodetritus angesehen. Mit der angewendeten Analytik wurden Chlorophyll a und Phaeopigmente a bestimmt. Während der Untersuchungen im Madeira-Becken wurde in vielen Multicorer-Röhren auf dem Sediment Phytodetritus gefunden. Das Vorkommen von Phytodetritus konnte auch mit der im Fototrawl installierten Kamera dokumentiert werden (CHRISTIANSEN & THIEL 1992). Im BIOTRANS-Gebiet wurden im Juni 1990 erste Spuren einer einsetzenden Sedimentation von Phytodetritus in Form von vereinzelt Aggregaten in den Multicorer-Röhren gefunden. Im August 1989 wurde im BIOTRANS-Gebiet kein sichtbarer Phytodetritus gefunden, während 20 - 30sm nördlich vom Transponderfeld die Sedimente in den Probenrohren mit einer Phytodetritusauflage bis zu 1cm Dicke bedeckt waren. Im Island-Becken wurde im Juli 1989 ebenfalls kein Phytodetritus beobachtet. Das Gebiet weist jedoch starke bodennahe Strömungen auf, so daß sedimentiertes Material wieder resuspendiert werden kann.

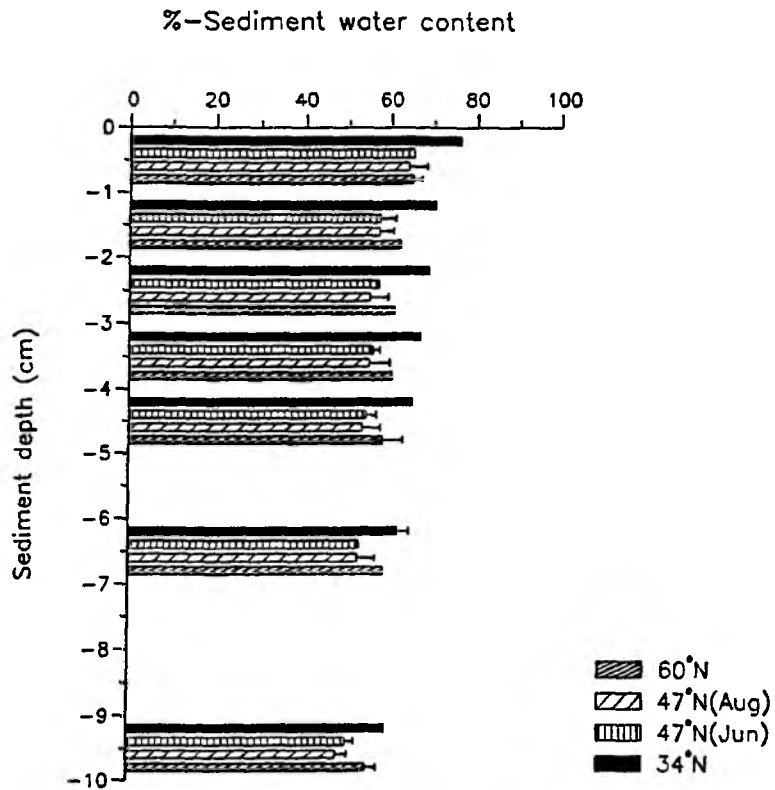


Abbildung 29: Wassergehalte der Sedimente des Island-Beckens (59°N), des BIOTRANS-Gebiets (47°N) und des Madeira-Beckens (34°N)

Die Pigmentmessungen an den 3 Stationen (Abb. 30, 31) zeigten im Madeira-Becken unmittelbar zurückliegende Sedimentationsereignisse mit relativ hohen Pigmentwerten im obersten Sedimenthorizont an. Unterhalb 1cm gingen die Werte stark zurück. Im BIOTRANS-Gebiet war der beginnende Sedimentationspuls im ersten Zentimeter im Juni 1989 mit leicht erhöhten Werten gegenüber den Augustwerten des nächsten Jahres ablesbar. Im August waren jedoch die Pigmentwerte unterhalb von 1cm höher, was auf einen Transport durch Bioturbation nach einem Sedimentationsereignis schließen läßt. Die Pigmentwerte im Island-Becken waren etwas höher als an den anderen Stationen. Auffällig ist, daß auch in den Sedimenthorizonten 1 - 5cm relativ hohe Pigmentwerte auftraten.

Makro- und Meiofauna

Die Abundanz und Zusammensetzung der Makrofauna unterschied sich deutlich zwischen den untersuchten Stationen (Abb. 32, 33, 34). Im Madeira-Becken wurden im Durchschnitt 57 Individuen m^{-2} gezählt. Der Anteil der Protozoen (hauptsächlich Foraminifera) betrug 37,6%, der der Metazoa 62,4%. Die quantitativ bedeutendsten Taxa der Metazoa waren Mollusca (32,4%) und Polychaeta (25,1%). Der relativ geringe Polychaetenanteil und das Vorherrschen der Mollusca waren der wesentliche Unterschied zu den anderen Stationen.

Im BIOTRANS-Gebiet war die Abundanz der Makrofauna mit 131 Individuen m^{-2} mehr als doppelt so hoch wie im Madeira-Becken (Abb. 32). Der Protozoenanteil stieg auf 45% (Abb. 33). Bei den Metazoa waren die Polychaeta mit 53,8% das vorherrschende Taxon (Abb. 34). Der Anteil der Mollusca war gegenüber dem Madeira-Becken deutlich reduziert (5,5%), dagegen traten verstärkt Crustacea (Isopoda, Tanaidacea, Amphipoda, Cumacea) mit einem Anteil von 11% auf.

Das Island-Becken wies mit einer mittleren Besiedlungsdichte von 403 Individuen m^{-2} deutlich die höchsten Abundanzen auf (Abb. 32). Der Protozoenanteil lag mit 52,7% höher als der Metazoanteil (Abb. 33). Polychaeta waren mit 48% das vorherrschende Taxon. Der Anteil der Crustacea steigerte sich auf 23%. Auffällig war der relativ geringe Anteil der Sipunculida (1%) im Gegensatz zum BIOTRANS-Gebiet (8,3%) und dem Madeira-Becken (5,4%).

Beim Vergleich der Abundanzen der Meiofauna der Größenklasse 0.5 - 1mm (Abb. 35) wurden, wie auch bei der Makrofauna, die höchsten Individuendichten im Island-Becken (1877 Individuen m^{-2}) gezählt, gefolgt vom BIOTRANS-Gebiet mit 947 Individuen m^{-2} und dem Madeira-Becken mit 771 Individuen m^{-2} . Auffällig war die relativ geringe Differenz von 23% zwischen dem Madeira-Becken und dem BIOTRANS-Gebiet, die bei der Makrofauna noch 130% betrug.

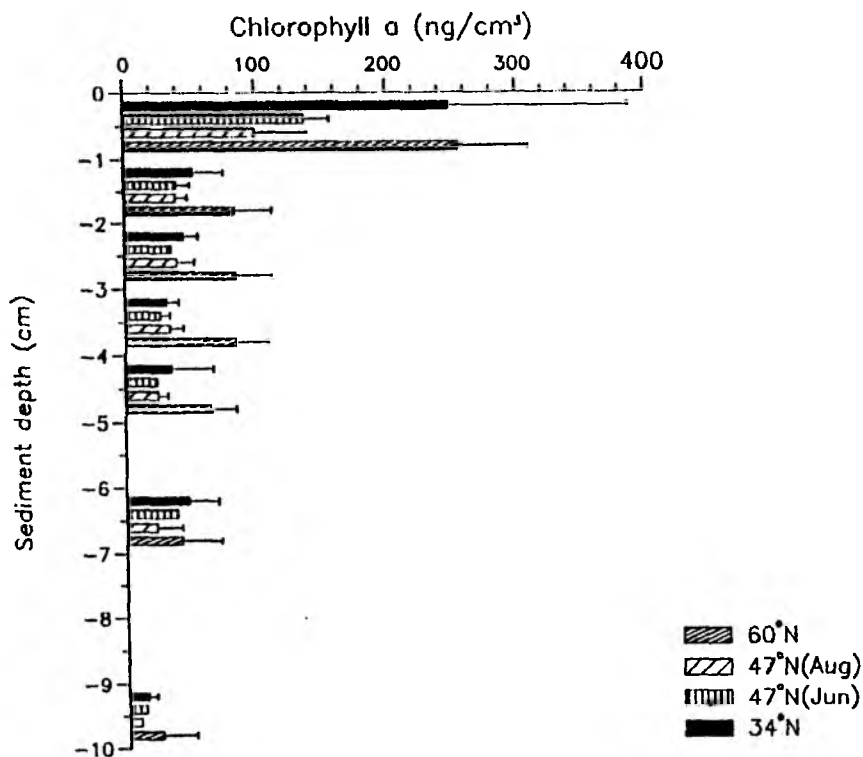


Abb. 30: Vertikalprofile von Chlorophyll a in den Sedimenten des Island-Becken (59°N), des BIOTRANS-Gebiets (47°N) und des Madeira-Beckens (34°N)

Phaeopigment a (ng/cm³)

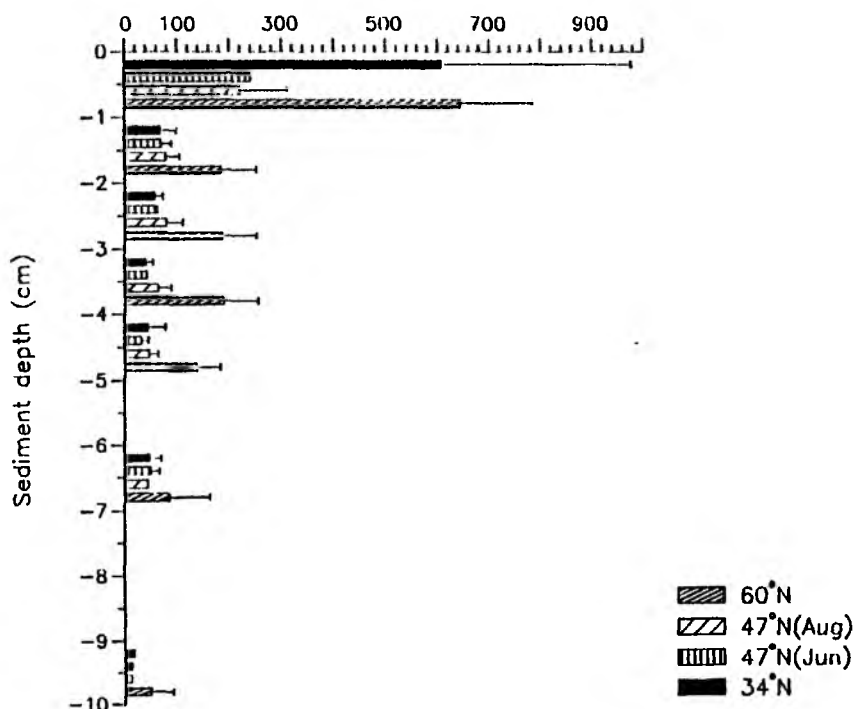


Abb. 31: Vertikalprofile von Phaeopigment a in den Sedimenten des Island-Beckens (59°N), des BIOTRANS-Gebiets (47°N) und des Madeira-Beckens (34°N)

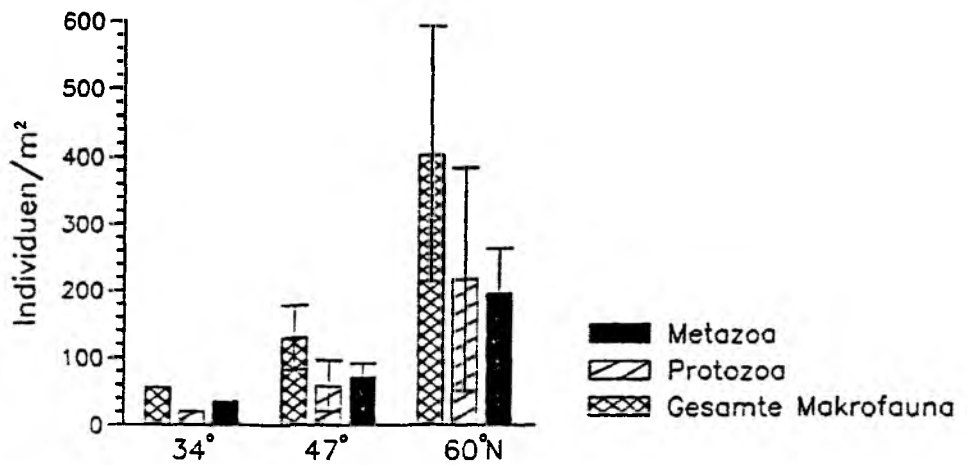


Abbildung 32: Abundanz der Makrofauna (Organismen im Siebrest $\geq 1\text{mm}$) im Island-Becken (59°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

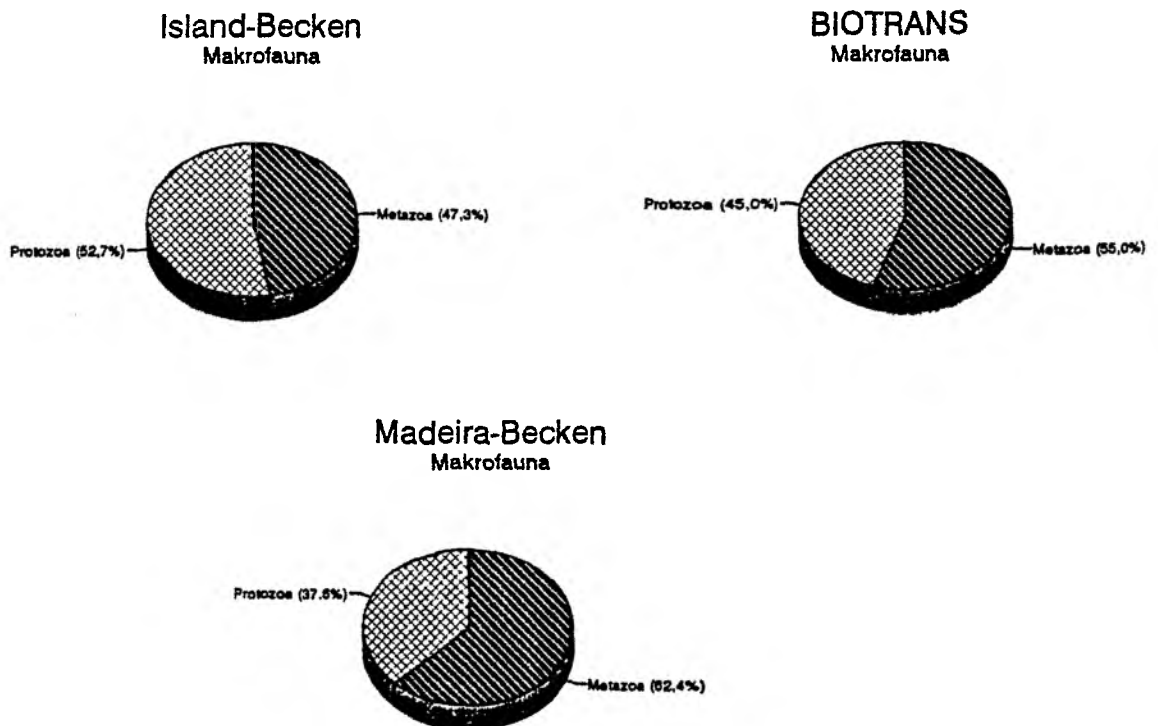


Abbildung 33: Anteile von Protozoa und Metazoa an der Makrofauna im Island-Becken (59°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

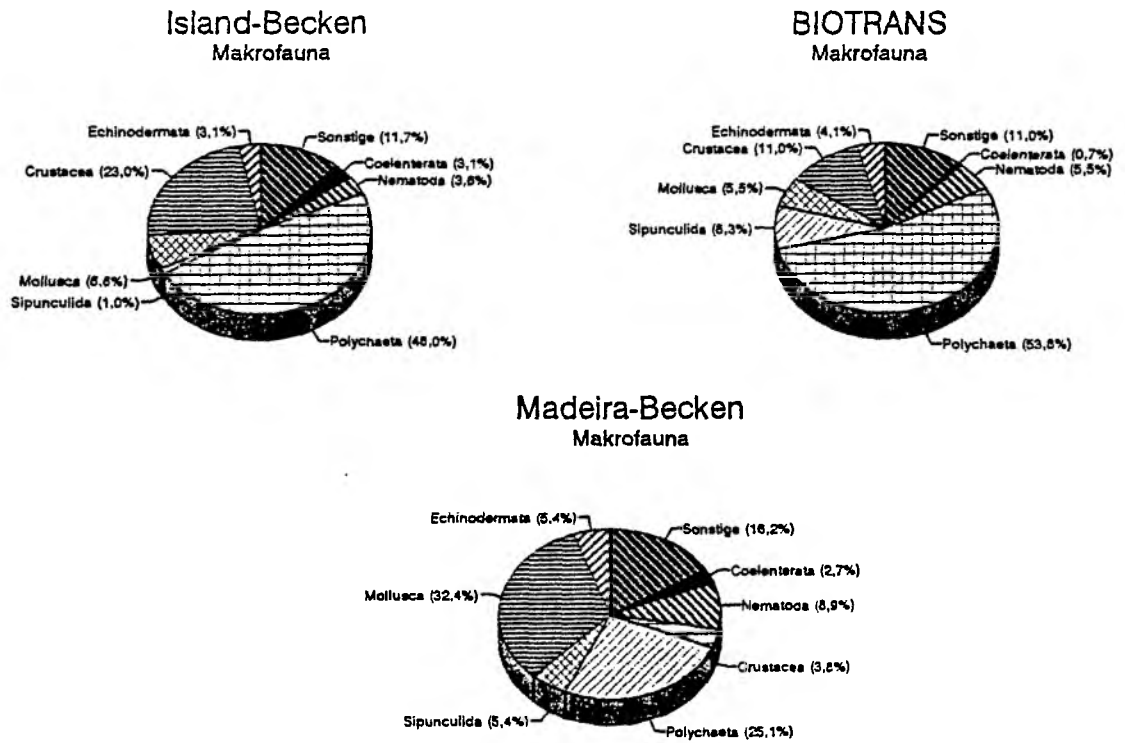


Abbildung 34: Prozentuale Häufigkeit der weentlichen Metazoen-Taxa der Makrofauna im Island-Becken (60°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

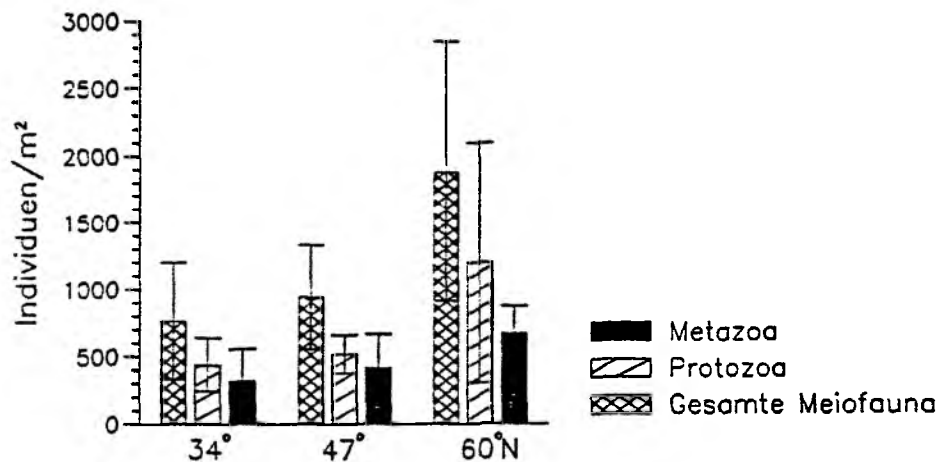


Abbildung 35: Abundanz der größeren Meiofauna (Organismen im Siebrest $\leq 1\text{mm}$ - $\geq 0,5\text{mm}$) im Island-Becken (60°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

An allen drei Stationen waren die Protozoen die vorherrschende Gruppe (Abb. 36). Ihren höchsten Anteil erreichten sie mit 64% im Island-Becken. Bei den Metazoa waren Polychaeta das vorherrschende Taxon mit 42 - 46,4% (Abb. 37). Der Polychaetenanteil stieg auch im Madeira-Becken in dieser Größenklasse deutlich an. Häufige Taxa waren außerdem die Nematoda und Crustacea.

Die Meiofauna der Größenklasse $0,03 - 0,5\text{mm}$ zeigte ebenfalls mit $4014 \text{ Individuen } 10\text{cm}^{-2}$ die höchsten Individuendichten im Island-Becken (Abb. 38). Im Madeira-Becken wurden $814 \text{ Individuen } 10\text{cm}^{-2}$ und im BIOTRANS-Gebiet im Juni 1990 $1376 \text{ Individuen } 10\text{cm}^{-2}$ sowie im August 1989 $2101 \text{ Individuen } 10\text{cm}^{-2}$ ermittelt. Diese Differenz deutet auf einen saisonalen Anstieg der Abundanz im BIOTRANS-Gebiet hin. An allen untersuchten Stationen waren die Protozoen die mit großem Abstand dominierende Gruppe mit einem Anteil von 80-90% (Abb. 39). Bei den Metazoa sind die Nematoda das vorherrschende Taxon (Abb. 40). Ihr Anteil war jedoch im BIOTRANS-Gebiet und im Madeira-Becken deutlich höher. Im Island-Becken waren Harpacticoidea und Nauplii relativ häufig im Vergleich zu den anderen Stationen.

Die Verteilungsmuster der Meiofauna in der Sedimentsäule waren zwischen den Probenorten verschieden (Abb. 41, 42, 43). Während im Madeira-Becken für die Taxa Foraminifera, Nematoda und Harpacticoidea (incl. Nauplii) generell eine Abnahme der Abundanz mit zunehmender Sedimenttiefe erfolgte, konnten im BIOTRANS-

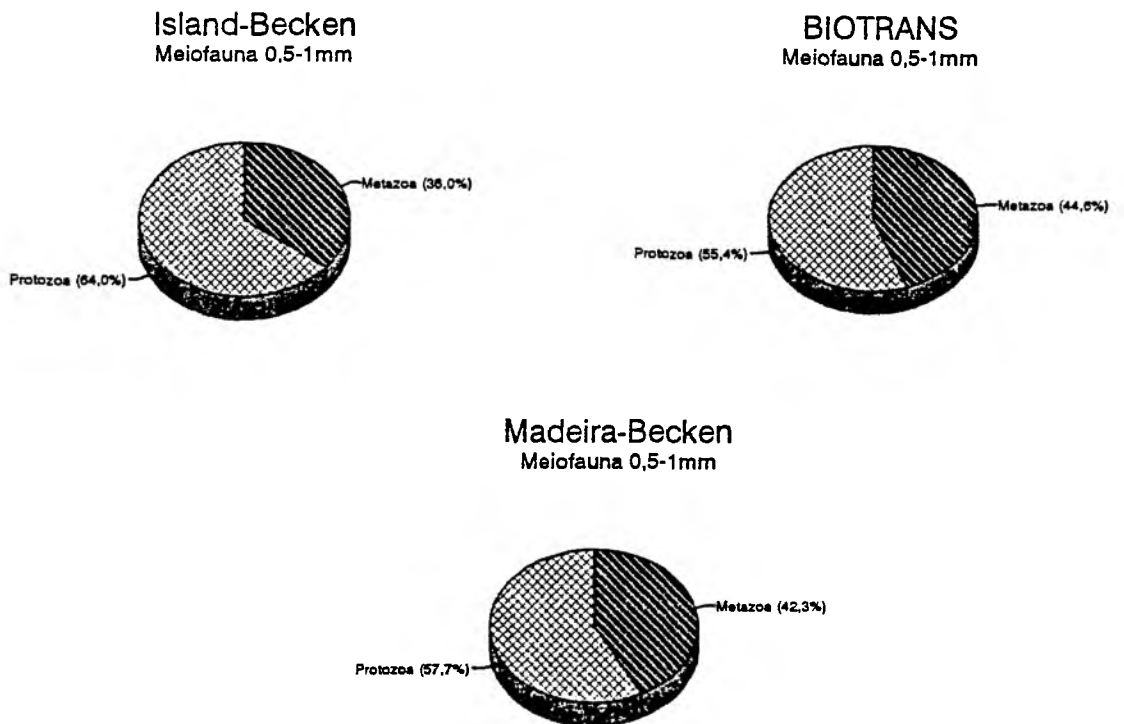
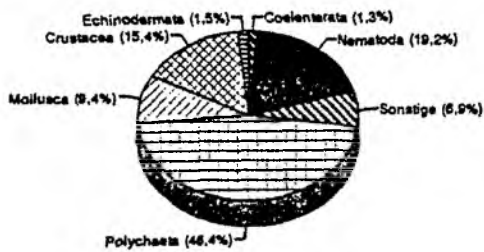
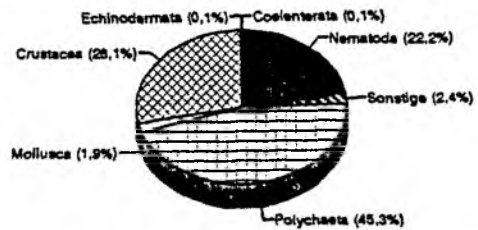


Abbildung 36: Anteile von Protozoa und Metazoa an der größeren Meiofauna im Island-Becken (59°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

Island-Becken Meiofauna 0,5-1mm



BIOTRANS Meiofauna 0,5-1mm



Madeira-Becken Meiofauna 0,5-1mm

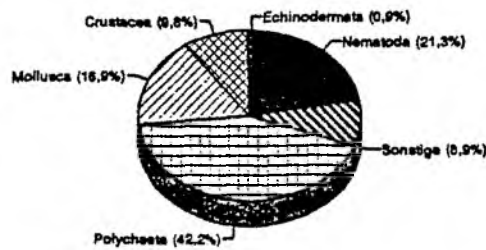


Abbildung 37: Prozentuale Häufigkeit der wesentlichen Metazoen-Taxa der größeren Meiofauna im Island-Becken (59°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

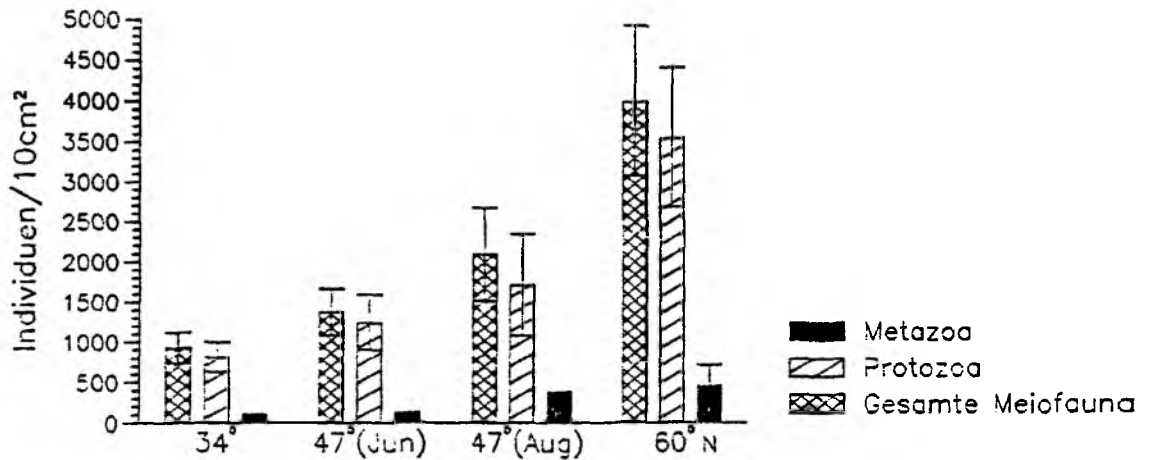


Abbildung 38: Abundanz der kleineren Meiofauna (Organismen im Siebrest $\leq 0,5\text{mm}$ - $\geq 0,03\text{mm}$) im Island-Becken (60°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

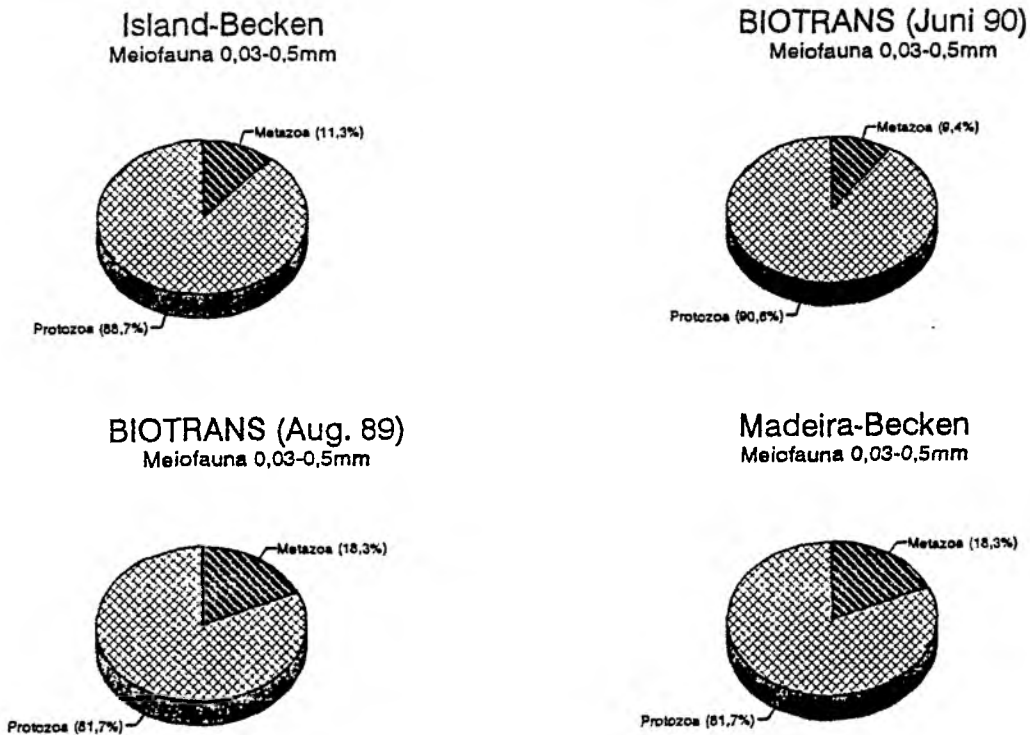


Abbildung 39: Anteile von Protozoa und Metazoa an der kleineren Meiofauna im Island-Becken (59°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

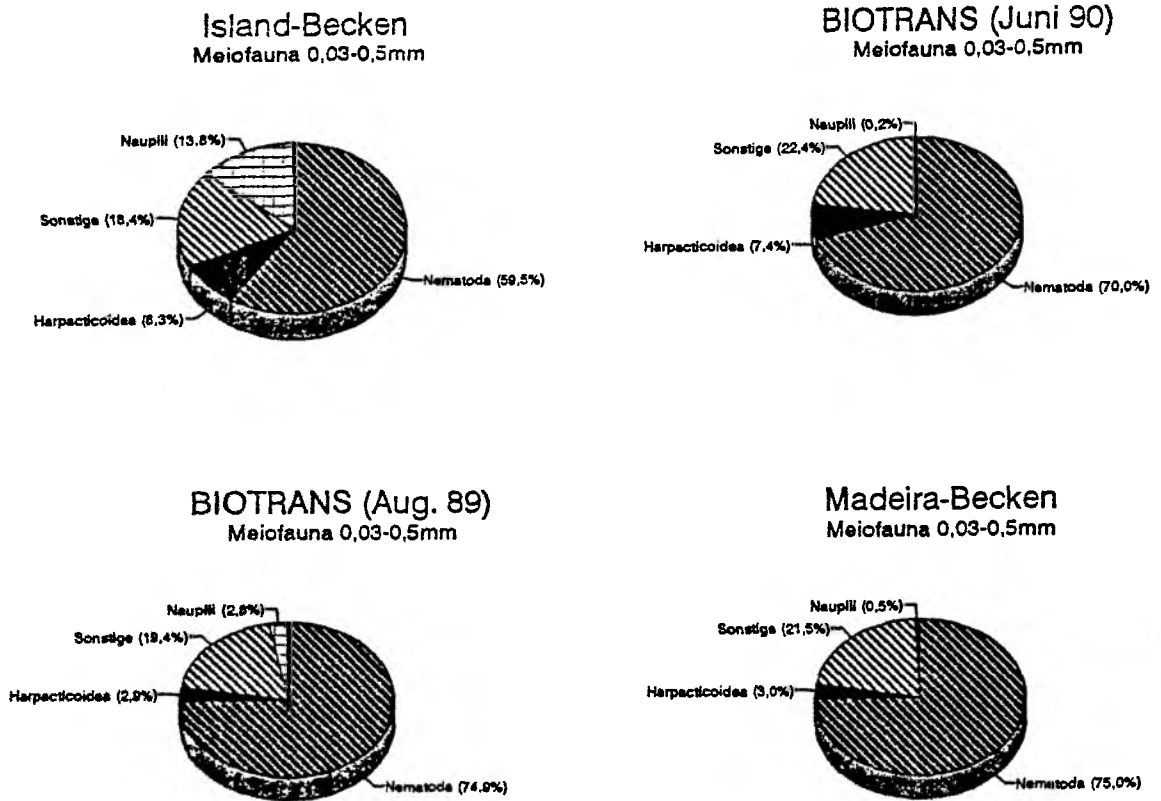


Abbildung 40: Prozentuale Häufigkeit der wesentlichen Metazoen-Taxa der kleineren Meiofauna im Island-Becken (59°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

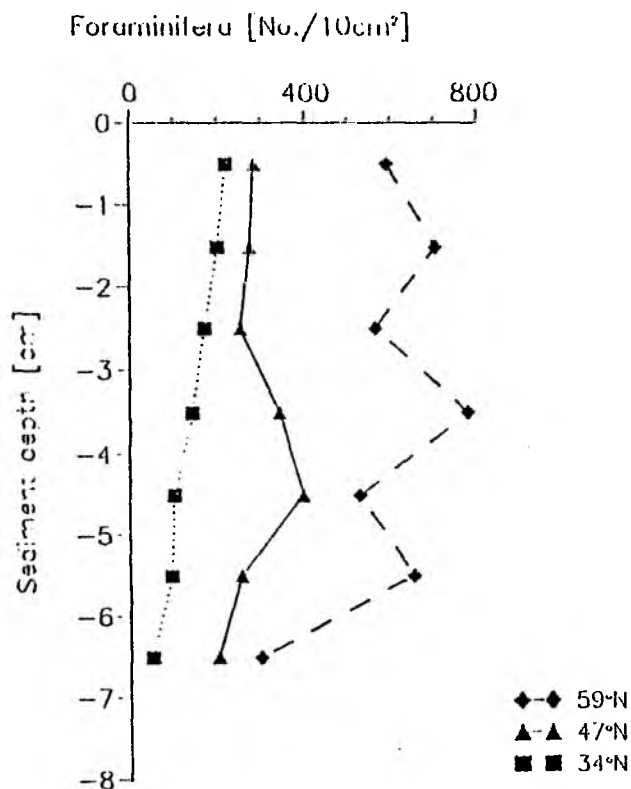


Abb. 41: Vertikalprofile der Verteilung von Foraminifera in den Sedimenten im Island-Becken (59°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

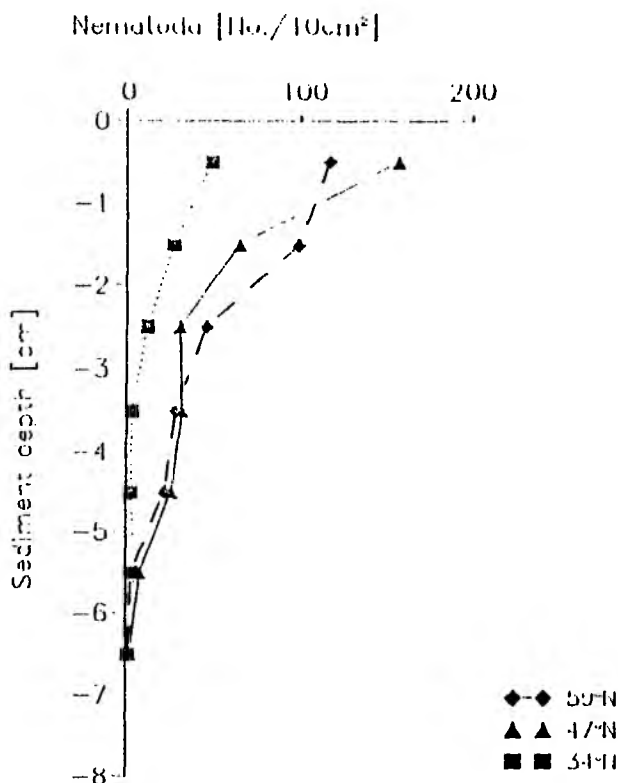


Abb. 42: Vertikalprofile der Verteilung von Nematoda in den Sedimenten im Island-Becken (59°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

Gebiet bei den Foraminifera und im Island-Becken bei den Foraminifera und Harpacticoidea Abundanzmaxima in tieferen Sedimentschichten festgestellt werden.

Gesamtadenylate und Proteine

Partikuläre Gesamtadenylate werden als Summenparameter zur Quantifizierung der Biomasse der Organismen der Größenklasse $\leq 0.5\text{mm}$ herangezogen. Bei den Organismengruppen handelt es sich hauptsächlich um Bakterien, Protozoen und Meiofauna, die in der Hauptsache kleiner als $125\mu\text{m}$ ist. Die Gesamtadenylate im Vergleich der 3 Stationen (Abb. 44) zeigten relativ hohe Werte im Madeira-Becken (0 - 2cm), die mit zunehmender Sedimenttiefe abnahmen. Im BIOTRANS-Gebiet kam es im Vergleich zum Juni im August zu einem Anstieg der Werte um den Faktor 2-3. Die Augustwerte im BIOTRANS-Gebiet entsprachen den Meßwerten aus dem Island-Becken.

Die Messung von partikulärem Protein erfaßt sowohl an Biomasse gebundene als auch refraktäre Proteine, während die leicht abbaubaren Adenylate an das Vorhandensein von Biomasse gebunden sind. Die Proteinwerte im Island-Becken waren 2-3 Mal so hoch wie im Madeira-Becken, während die Augustwerte im BIOTRANS-Gebiet zwischen den beiden anderen Stationen lagen (Abb. 45). Die Madeira-Werte übertrafen jedoch die Juniwerte im BIOTRANS-Gebiet. Im BIOTRANS-Gebiet kam es wie bei den Adenylaten zu einer saisonalen Steigerung der Proteinwerte. Im BIOTRANS-Gebiet und im Island-Becken kam es zur Ausbildung von Maxima in den Horizonten 2-3cm. Die Maxima lagen im gleichen Tiefenhorizont wie die Tiefenmaxima der Foraminifera (Abb. 41). Mehrfache Hydrolysen von Sedimenten aus dem BIOTRANS-Gebiet zeigten, daß mit einer Hydrolyse nur ca. 15 - 25% des partikulären Proteins erfaßt werden (Abb. 46). Während mit der ersten Hydrolyse weitgehend an Biomasse gebundenes Protein und frisches detritisches Material erfaßt wird, scheinen weitere Hydrolysen einen Pool von Eiweißverbindungen aufzuschließen, der eine komplexe Verbindung mit den Sedimentpartikeln eingeht (z.B. Huminstoffe).

Aktivität

Die ETS-Aktivität unterschied sich ebenfalls an den drei Probenorten (Abb. 47). Die höchsten Werte wurden im Island-Becken gemessen. Die ETS-Aktivität im Madeira-Becken lag unter den Juniwerten im BIOTRANS-Gebiet. Im BIOTRANS-Gebiet lagen die Augustwerte wiederum niedriger als die Juniwerte.

Bei den ATP-Werten (Abb. 48) war eine relativ hohe Aktivität im Madeira-Becken festzustellen, die jedoch unter den Augustwerten im BIOTRANS-Gebiet lag, wo sich ein deutlicher saisonaler

Harpacticoidea & Nauplii [No./10cm²]

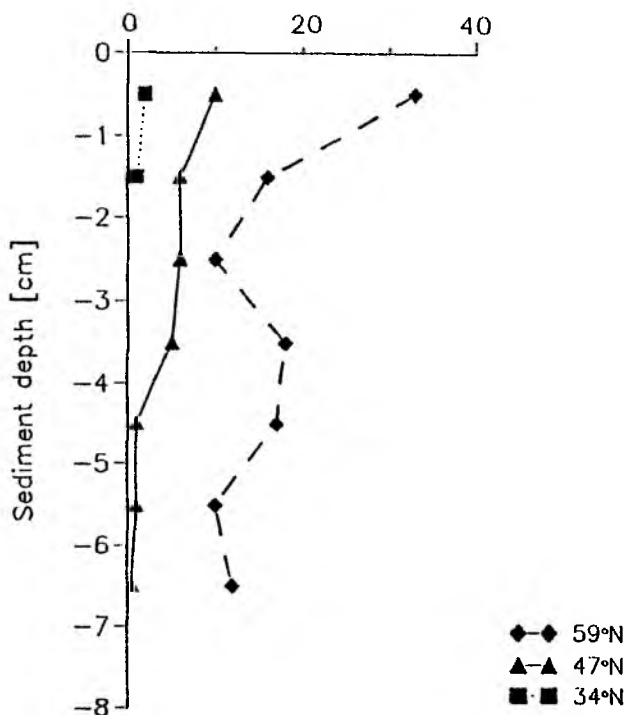


Abb. 43: Vertikalprofile der Verteilung von Harpacticoidea und Nauplii in Sedimenten im Island-Becken (59°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

Gesamtadenylat (ng/cm^3)

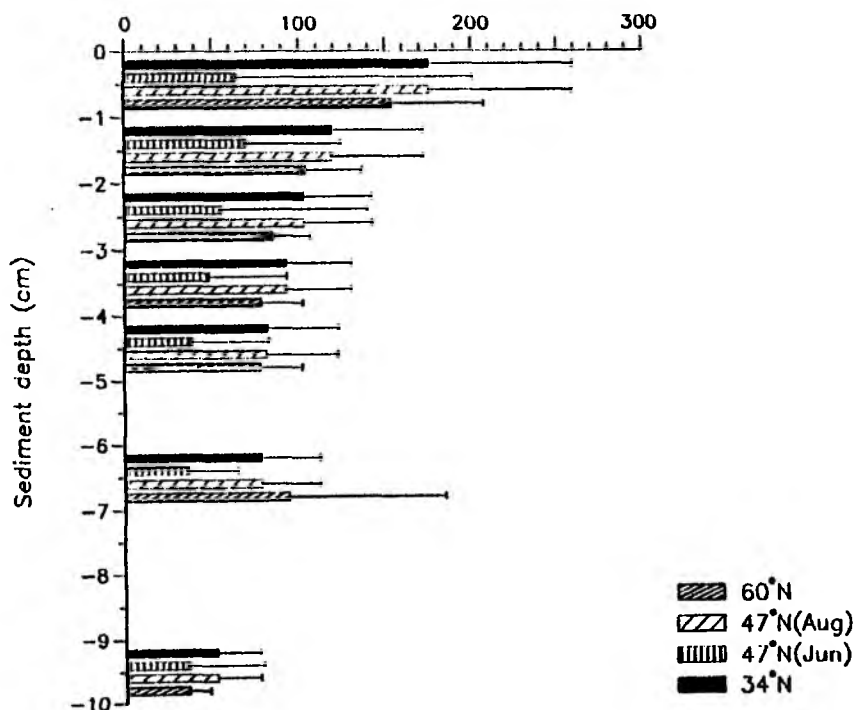


Abb. 44: Vertikalprofile von Gesamtadenylat (ATP+ADP+AMP) in den Sedimenten im Island-Becken (59°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

Proteins ($\mu\text{g}/\text{cm}^3$)

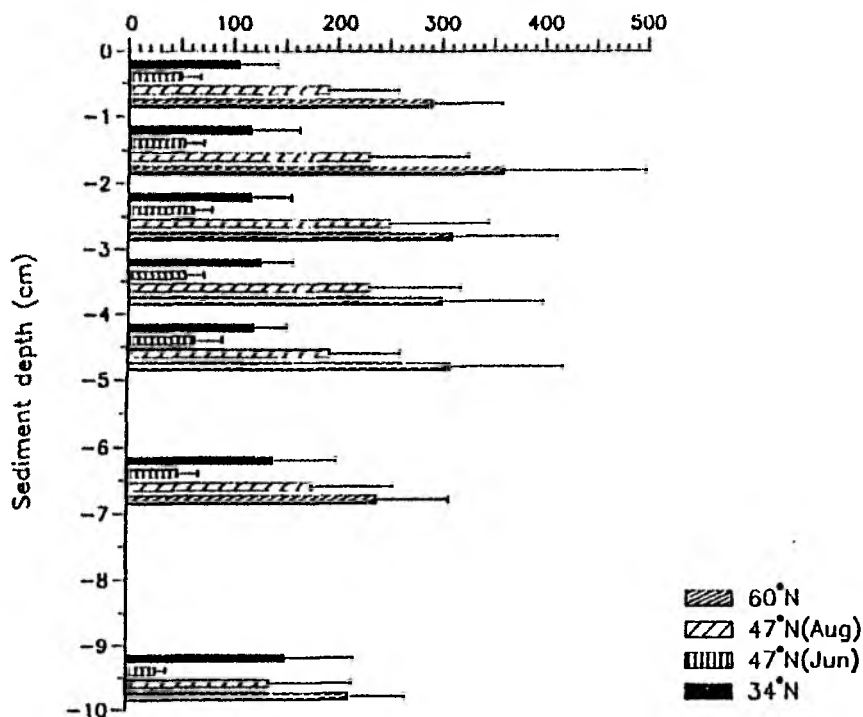


Abb. 45: Vertikalprofile von Proteinen in den Sedimenten im Island-Becken (60°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

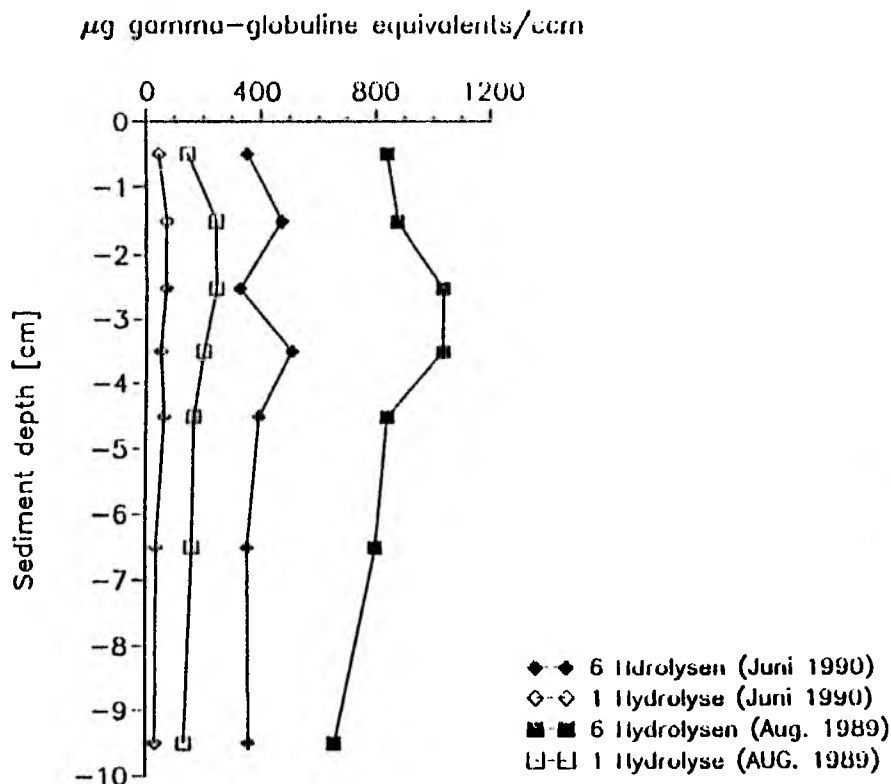


Abb. 46: Vertikalprofile von Proteinen nach 1 Hydrolyse und 6 Hydrolysen in den Sedimenten im Island-Becken (60°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

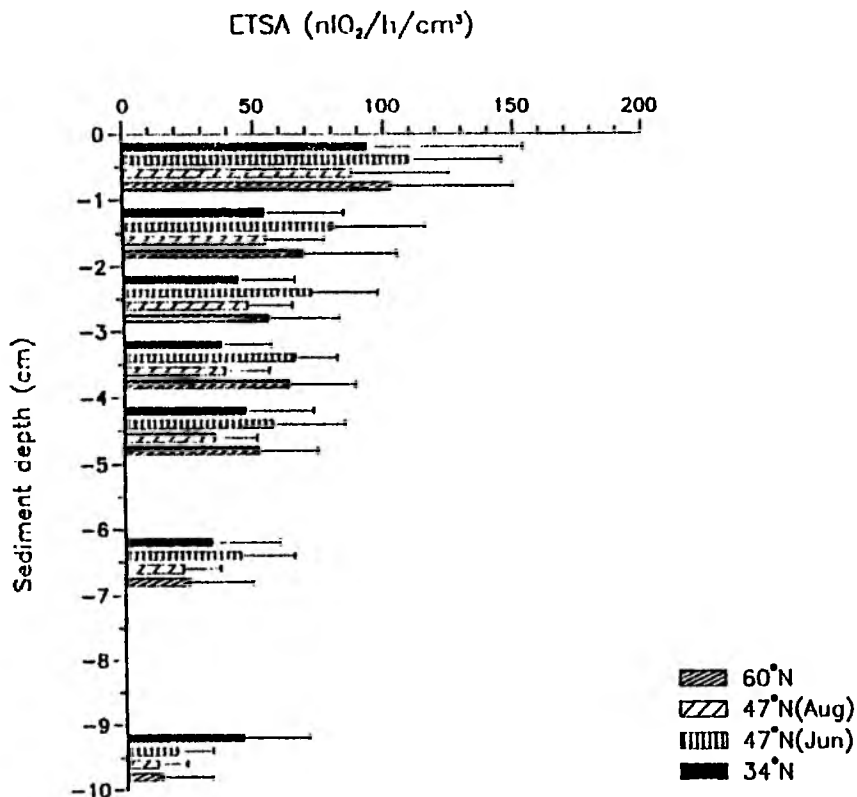


Abb.47: Vertikalprofile der ETS Aktivität in den Sedimenten im Island-Becken (59°N), BIO-TRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

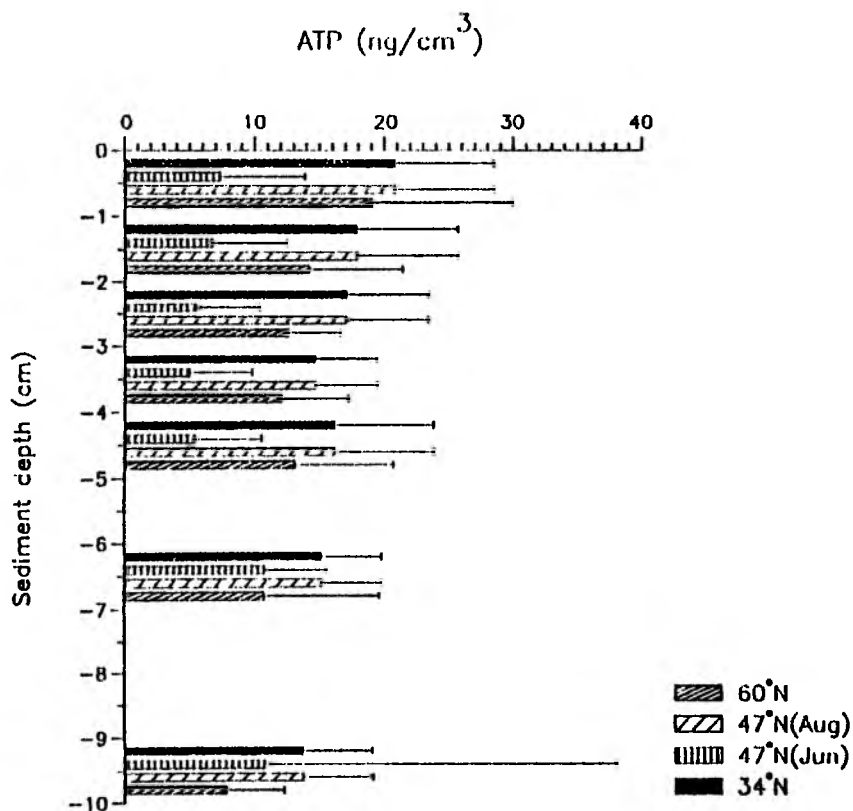


Abb. 48: Vertikalprofile von ATP in den Sedimenten im Island-Becken (59°N), BIOTRANS-Gebiet (47°N) und Madeira-Becken (34°N)

Anstieg zeigte. Im Gegensatz zur ETS-Aktivität, die sich unmittelbar nach der Sedimentation von POM zu steigern scheint, schien das Auftreten von ATP-Maxima zeitlich verzögert zu sein.

Ratenmessungen

Die Respirationsraten der benthischen Lebensgemeinschaft wurden *in situ* mit dem Freifall-Greifer-Respirometer (FFGR) gemessen (PFANNKUCHE & LOCHTE 1990). Tabelle 4 gibt die Werte der Untersuchungsgebiete im Vergleich zu anderen Meßpunkten im Nord- und Nordostatlantik wieder, die ebenfalls im Rahmen von BIOTRANS und BIO-C-FLUX untersucht wurden. Im Madeira-Becken konnte das FFGR nicht eingesetzt werden, da das Gerät wegen der weichen Sedimente zu tief eingesunken wäre. Die Respirationswerte im Island-Becken lagen im Bereich der Sommerwerte im BIOTRANS-Gebiet. Für das BIOTRANS-Gebiet ergibt sich im Vergleich der Monate April und Juli/August ein deutlicher saisonaler Anstieg.

6.1.4 Zusammenfassung und Diskussion

Bei dem Vergleich der drei Stationen wurde von der Hypothese ausgegangen, daß die jährliche Primärproduktion einer ozeanischen Region die Höhe des benthischen standing stock und der Umsatzraten von C_{org} bestimmt. Ein Vergleich von *in situ* Respirationsraten (SCOC), sedimentgebundenen chloroplastischen Pigmenten (CPE) und Adenylat-Biomassen aus dem Nord- und Nordost-Atlantik (Tab. 5) zeigt, daß signifikante statistische Korrelationen (Tab. 6) zwischen Respirationsraten und chloroplastischen Pigmenten, sowie zwischen der geographischen Breite und chloroplastischen Pigmenten besteht. Verschiedene bio-geochemische Provinzen mit unterschiedlicher Primärproduktivität sind auch in den Respirationsraten des Tiefseebenthos dokumentiert.

Der direkte Vergleich der drei untersuchten Stationen, die ein Nord-Süd-Gefälle in der jährlichen Primärproduktion aufweisen, ergibt ein vielfältiges Bild, das im direkten Vergleich von Parametern nicht immer einen Nord-Süd-Gradienten aufweist. Für den Vergleich muß zwischen sich langfristig manifestierenden Parametern und kurzfristig stark schwankenden Parametern unterschieden werden. Ein langfristiger Parameter ist der standing stock der Makrofauna, da nach Ergebnissen aus dem BIOTRANS-Gebiet nur geringe saisonale Schwankungen auftreten (PFANNKUCHE 1992). Alle anderen Parameter, wie Respirationsraten, Aktivitätspotentiale, und biochemische Biomasse-Summenparameter, die auf Grund ihrer Probengröße die kleinen Größengruppen erfassen, unterliegen kurzzeitigen Schwankungen, die an Sedimentationsereignisse gekoppelt sind (GOODAY & TURLEY 1990; GRAF 1989; LOCHTE 1992; PFANNKUCHE 1992, 1993; PFANNKUCHE & LOCHTE 1993; PFANNKUCHE et al. dieser Berichtsband, Kap. 6.2; TURLEY & LOCHTE 1990).

Tabelle 4: Benthische *in situ* Respirationsraten (SCOC) in der östlichen Hälfte des Nordatlantiks zwischen 6°N und 68°N

SCOC $\mu\text{molO}_2/\text{m}^2/\text{h}$	Month	Depth (m)	Latitude & Area
72.6	Dec	4264	06°N Cap Verde Basin
61.8	Dec	4934	11°N Cap Verde Basin
15.1-20.3	Apr	4560	47°N BIOTRANS Area
38.4	Jul	4560	47°N BIOTRANS Area
36.3	Aug	4560	47°N BIOTRANS Area
52.7	May	1200	49°N Goban Spur
22.3	May	4850	49°N Porcupine Abyssal Plain
31.4	Jul	2900	59°N Iceland Basin
24.5-47.3	Aug	1300	68°N Vöring Plateau
37.1	Aug	3000	68°N Lofot Basin

Tabelle 5: Benthische *in situ* Respirationsraten (SCOC), chloroplastische Pigmente (CPE) und Adenylat-Biomasse in der östlichen Hälfte des Nordatlantiks zwischen 6°N und 68°N

SCOC $\mu\text{molO}_2/\text{m}^2/\text{h}$	Latitude	Depth (m)	C P E $\mu\text{g}/5\text{cm}^3$	Adenylates $\mu\text{g}/5\text{cm}^3$
72.6	06°N	4264	6.90	149.7
61.8	11°N	4934	4.90	113.2
18.3	47°N	4560	1.09	33.0
38.4	47°N	4560	3.01	144.0
36.3	47°N	4560	1.90	103.8
52.7	49°N	1200	3.60	166.5
22.3	49°N	4850	1.10	43.6
31.3	59°N	2900	2.90	157.2
32.5	68°N	1300	0.65	129.6
37.1	68°N	3000	0.50	112.0

Tabelle 6: Korrelationsmatrix (multiple Regression der Daten aus Tabelle 5 von Respirationsraten (SCOC), geographischer Breite, chloroplastischen Pigmenten (CPE) und Gesamtadenylnaten (GA))

SCOC	1,000				
Breite	-0,754	1,000			
Tiefe	-0,014	-0,541	1,000		
CPE	0.888**	-0,873*	0,205	1,000	
GA	0.618	-0,075	-0,567	0.518	1,000
	SCOC	Breite	Tiefe	CPE	GA

** signifikant 1% Bereich, * signifikant 5% Bereich

Physikalische Parameter wie Windstreß während der Frühjahrsblüte (PFANNKUCHE et al. dieser Berichtsband, Kap. 6.2), das Auftreten von ozeanographischen Strukturen wie z.B. Eddies (BECKMANN et al. 1987; LOCHTE & PFANNKUCHE 1987) sowie benthischen Stürmen (KLEIN & MITTELSTAEDT 1992) können besonders im mesoskaligen Bereich zu bedeutenden Variationen im Partikelfluß und in der Deposition von Partikeln führen.

Der Nordostatlantik nördlich von 45°N ist ein meteorologisch und hydrographisch unruhiges Gebiet, in dem mesoskalige Ereignisse bedeutend sind. So wurde im August 1989 im Transponderfeld Phytodetritusaufgabe gefunden, während 20 - 30sm nördlich relativ frischer bräunlicher Phytodetritus auftrat. Sowohl an der BIOTRANS-Station als auch im Island-Becken können benthische Stürme auftreten, die deponierten POM wieder resuspendieren und somit bereits eingetretene Reaktionen benthischer Organismen abrupt beenden können. Die relativ groben Sedimente im Island-Becken zeigen relativ starke Bodenströmungen an. Die Konzentration resuspendierten Materials in der Nepheloidschicht war 1989 eine Größenordnung höher als im BIOTRANS-Gebiet (GODET & NYFELLER 1990). 1989 wurde bei Sinkstoffallenmessungen von POM kein wesentlicher Unterschied zwischen den Verankerungen in 48°N und 34°N festgestellt (HONJO & MANGANINI 1993).

Während die standing stock-Daten der Makrofauna im Vergleich der drei untersuchten Stationen die Hypothese einer Zunahme benthischer Biomasse mit zunehmender jährlicher Primärproduktion bestätigen, liefert der Vergleich der anderen Parameter mehr ein Zustandsbild der benthischen Lebensgemeinschaft, die durch die

aktuelle Deposition von POM bestimmt wird. Die Aktivitätswerte und biochemischen Summenparameter im Madeira-Becken repräsentieren mehr oder weniger Maximumwerte, die sich im Gefolge eines starken Sedimentationspulses ergeben. Der Datensatz für das Island-Becken, der in vielen Parametern das gleiche Niveau wie im Madeira-Becken aufweist, entspricht Werten ohne einen aktuellen Sedimentationspuls. Die Maximumwerte dürften daher höher als im Madeira-Becken liegen. Die Juniwerte im BIOTRANS-Gebiet beschreiben den Beginn der benthischen Reaktion auf einen einsetzenden Puls. Im Vergleich mit den Augustwerten des folgenden Jahres kann die saisonale Variation im Sommer abgeschätzt werden. Der Vergleich der drei Stationen zeigt, daß eine dynamische Kopplung zwischen dem Epipelagial und dem abyssalen Benthos besteht und daß die Aktivitäts- und Umsatzraten der benthischen Lebensgemeinschaft weitgehend das unmittelbar vor der jeweiligen Untersuchung aufgetretene Sedimentationsgeschehen von POM reflektieren. Veränderungen in der Biomasseproduktion und im Stoffumsatz werden hauptsächlich durch Bakterien, Protozoen und im beschränkten Maße auch durch kleine Meiofaunaorganismen hervorgerufen, da diese Gruppen sowohl durch die Aktivierung von dormanten Zellen oder anderen Ruhestadien als auch durch ihre kurzen Fortpflanzungszyklen in sehr kurzer Zeit auf Sedimentationsereignisse reagieren können. Entscheidend für die Stärke der benthischen Reaktion ist die Qualität und Quantität der Sedimentationspulse. Sie entscheiden darüber, ob die benthische Reaktion in einer kurzfristigen Aktivitätserhöhung besteht oder ob es zu einem Zuwachs an Biomasse kommt.

Literatur

- ALLDREDGE, A.L. & M.W. SILVER, 1988: Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Progr. Oceanog.*, 20: 41-82.
- BARNETT, P.R.O., J. WATSON & D. CONELLY, 1984: A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from shelf, bathyal and abyssal sediments. *Oceanologica Acta*, 7: 399-408.
- BECKMANN, W., A. AURAS & Ch. HEMLEBEN, 1987: Cyclonic cold core eddy in the eastern North Atlantic. III. Zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 30: 165-173.
- BILLETT, D.M.S., R.S. LAMPITT, A.L. RICE & R.F.C. MANTOURA, 1983: Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. *Nature (London)*, 302: 520-522.
- CHRISTIANSEN, B. & H. THIEL, 1992: Deep-sea epibenthic megafauna of the Northeast Atlantic: Abundance and biomass at three mid-oceanic locations estimated from photographic transects. In: *Deep-sea food chains and relation to the global carbon*

- cycle, G. ROWE & V. PARIENTE (eds.), NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 125-138.
- COLE, J.J., S. HONJO & J. EREZ, 1987: Benthic decomposition of organic matter at a deep-water site in the Panama Basin. *Nature*, **327**: 703-704.
- DUCKLOW, H.W. & R.P. HARRIS, 1993: Introduction to the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment. *Deep-Sea Res. II*, **40**: 1-8.
- DEUSER, W.G., E.H. ROSS & R.F. ANDERSON, 1981: Seasonality in the supply of sediment to the deep Sargasso Sea and implications for the rapid transfer of matter to the deep ocean. *Deep-Sea Res.*, **28**: 495-505.
- FOWLER, S.W. & G.A. KNAUER, 1986: Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column. *Prog. Oceanog.*, **16**: 147-194.
- GODET, C.H. & F. NYFFELER, 1990:: CTD Registrierung und Trübungsmessungen. In: ZEITZSCHEL, B., J. LENZ, H. THIEL, R. BOJE, U. PASSOW & A. STUHR, Expedition Plankton'89 - Benthos '89; Reise 10; 19. März - 31. August 1989. *METEOR Ber.* **90-1**: 216pp.
- GOODAY, A.J. & C.M. TURLEY, 1990: Response by benthic organisms to input of organic material to the ocean floor. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, A*, **331**: 119-138.
- GRAF, G., 1989: Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community. *Nature (London)*, **341**: 437-439.
- HECKER, B., 1990: Photographic evidence for the rapid flux of particles to the sea floor and their transport down the continental slope. *Deep-Sea Research*, **37**: 1773-1782.
- HONJO, S. & S.J. MANGANINI, 1993: Annual biogenic particle fluxes to the interior of the North Atlantic Ocean; studied at 34°N 21°W and 48°N 21°W. *Deep-Sea Res. II*, **40**: 587-607.
- JAHNKE, R.A. & G.A. JACKSON, 1987: Role of sea floor organisms in oxygen consumption in the deep North Pacific Ocean. *Nature (London)*, **329**: 621-623.
- KLEIN, H. & E. MITTELSTAEDT, 1992:: Currents and dispersion in the abyssal Northeast Atlantic. Results from the NOAMP field program. *Deep-Sea Res.*, **39**: 1727-1745.

- LAMPITT, R.S., 1985: Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Res.*, **32**: 885-897.
- LOCHTE, K., 1992: Bacterial standing stock and consumption of organic carbon in the benthic boundary layer of the abyssal North Atlantic. In: *Deep-sea food chains and relation to the global carbon cycle*, G. ROWE & V. PARIENTE (eds), NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 1-10.
- LOCHTE, K. & O. PFANNKUCHE, 1987: Cyclonic cold core eddy in the eastern North Atlantik. II. Nutrients, phytoplankton and bacterioplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **30**: 153-164.
- LOCHTE, K. & C.M. TURLEY, 1988: Bacteria and cyanobacteria associated with phytodetritus in the deep sea. *Nature* (London), **333**: 67-69.
- NORIKI, S. & S. TSUNOGAI, 1986: Particulate fluxes and major components of settling particles from sediment trap experiments in the Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.*, **33**: 903-912.
- PFANNKUCHE, O., 1992:: Organic carbon flux through the benthic community in the temperate abyssal Northeast Atlantic. In: *Deep-sea food chains and relation to the global carbon cycle*, G. ROWE & V. PARIENTE (eds.), NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 183-198.
- PFANNKUCHE, O., 1993:: Benthic response to the sedimentation of particulate organic matter at the BIOTRANS station, 47°N, 20°W. *Deep-Sea Res.* II, **40**: 135-149.
- PFANNKUCHE, O. & K. LOCHTE, 1990:: Metabolismus und Energiefluß im Benthos. In: PFANNKUCHE, O., W. BECKMANN, B. CHRISTIANSEN, K. LOCHTE, G. RHEINHEIMER, H. THIEL & H. WEIKERT, 1990: BIOTRANS - Biologischer Vertikaltransport und Energiehaushalt in der bodennahen Wasserschicht der Tiefsee. *Berichte aus dem Zentrum für Meeres- und Klimaforschung, Universität Hamburg*, **10**: 131-154.
- PFANNKUCHE, O. & K. LOCHTE, 1993: Open ocean pelago-benthic coupling: cyanobacteria as tracers of sedimenting salp faeces. *Deep-Sea Res.* I, **40**: 727-737.
- PFANNKUCHE, O. & H. THIEL, 1987: Meiobenthic stocks and benthic activity on the NE-Svalbard Shelf and in the Nansen Basin. *Polar Biology*, **7**: 253-266.

- RICE, A.L., D.S.M. BILLET, J. FRY, A.W.G. JOHN, R.S. LAMPITT, R.C.F. MANTOURA & R.J. MORRIS, 1986: Seasonal deposition of phytodetritus to the deep-sea floor. *Proceedings of the Royal Society Edinburgh, B*, **88**: 265-279.
- SMITH K.L.jr. & R.J. BALDWIN, 1984: Seasonal fluctuations in the deep-sea sediment community oxygen consumption: central and eastern North Pacific. *Nature (London)*, **307**: 624-626.
- THIEL, H., 1980: Benthic investigations of the deep Red Sea. Cruise reports: R.V. "Sonne" - MESEDA I (1977), R.V. "Valdivia" - MESEDA II (1979). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, **40**: 1-35.
- THIEL, H. & Fahrtteilnehmer, 1986: 1. Fahrtabschnitt Bremerhaven - Vigo/Las Palmas (ANT-IV/1a). *Berichte zur Polarforschung*, **32**: 9-42.
- THIEL, H., O. PFANNKUCHE, G. SCHRIEVER, K. LOCHTE, A.J. GOODAY, Ch. HEMLEBEN, R.F.G. MANTOURA, C.M. TURLEY, J.W. PATCHING & F. RIEMANN, 1988/89: Phytodetritus on the deep-sea floor in a central oceanic region of the Northeast Atlantic. *Biol. Oceanog.*, **6**: 203-239.
- TURLEY C.M. & K. LOCHTE, 1990: Microbial response to the input of fresh detritus to the deep-sea bed. In: L.D. LABEYRIE & C. JEANDEL (eds.), *Geochemical variability in the oceans, ice and sediments. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology (Global and Planetary Change Section)*, **89**: 3-23.

6.2 Benthische Reaktionen auf die Sedimentation von Phytodetritus - Die BIOTRANS-Station im Jahr 1992

O. Pfannkuche, K. Lochte & A. Boetius

Während der METEOR-Reise Nr. 21 wurden Benthosuntersuchungen während der Monate März - Mai und im August durchgeführt. Ziel der Untersuchungen war es, die Reaktionen der Sedimentlebensgemeinschaft auf Sedimentationsereignisse während einer Produktionsperiode des Phytoplankton zu verfolgen. Frühere Untersuchungen zeigten, daß es im Gefolge von saisonalen Sedimentationsmaxima (THIEL et al. 1988/1989) im Spätfrühling bis Frühsommer zu einem Anstieg der benthischen Biomasse und zu einer signifikanten Steigerung benthischer Aktivitätsraten kommt (PFANNKUCHE 1993). PFANNKUCHE (1992) konnte eine Verdopplung der *in situ* Respirationsraten der Sedimentlebensgemeinschaft zwischen den Monaten März/April und Juli/August messen. TURLEY et al. (1988) und TURLEY & CARSTENS (1991) beschrieben einen Anstieg des standing stocks von Protozoen im Gefolge von Sedimentationsereignissen. GOODAY (1988) und GOODAY & LAMBSHEAD (1989) fanden einen starken Anstieg in der Abundanz von benthischen Foraminiferen nach einer Deposition von Phytodetritus im BIOTRANS-Gebiet. Die stärkste Reaktion auf die Deposition von Phytodetritus zeigten im BIOTRANS-Gebiet die Bakterien. LOCHTE (1992) fand eine Verdopplung der bakteriellen Biomasse zwischen März und Juli/August. PFANNKUCHE (1992) berechnete, daß 60 - 80% des saisonalen Anstiegs der benthischen Respirationsrate auf die Aktivität von Bakterien und Protozoen zurückzuführen ist. Die kleinen Größenklassen der benthischen Lebensgemeinschaft sind offensichtlich diejenigen Gruppen, die auf Sedimentationspulse sehr schnell reagieren. Dies gilt besonders für einzellige Organismen (Bakterien, Protozoen). Diese Gruppen können sowohl durch die Aktivierung von dormanten Zellen oder anderen Ruhestadien als auch durch ihre kurzen Fortpflanzungszyklen in sehr kurzer Zeit auf Sedimentationsereignisse reagieren.

Die Untersuchungen wurden in einem mit Transpondern markierten Feld durchgeführt. Das Transponderfeld maß 3000m x 3000m, die Wassertiefe betrug 4560m. Die Aufsammlungen wurden um den Feldmittelpunkt in einem Radius von 1000m vorgenommen (Abb. 49).

Die Messungen der chloroplastischen Pigmente zeigten besonders im ersten Sedimentzentimeter schon im März erhöhte Werte, die mit Mai-Werten vorhergehender Jahre vergleichbar waren (Abb. 50). Auf der Sedimentoberfläche waren in den Multicorer-Proben grünliche Aggregate zu erkennen, die auch im Vorderdarm von Polychaeten zu finden waren. Offensichtlich war es im März zu einem Sedimentationspuls von Phytoplankton gekommen, ein Phänomen, das zu dieser Jahreszeit bisher für den tiefen NO-Atlantik noch nicht beschrieben wurde. Im April nahmen die Pigmentwerte wieder ab, während sie im Mai und August erneut deutlich anstie-

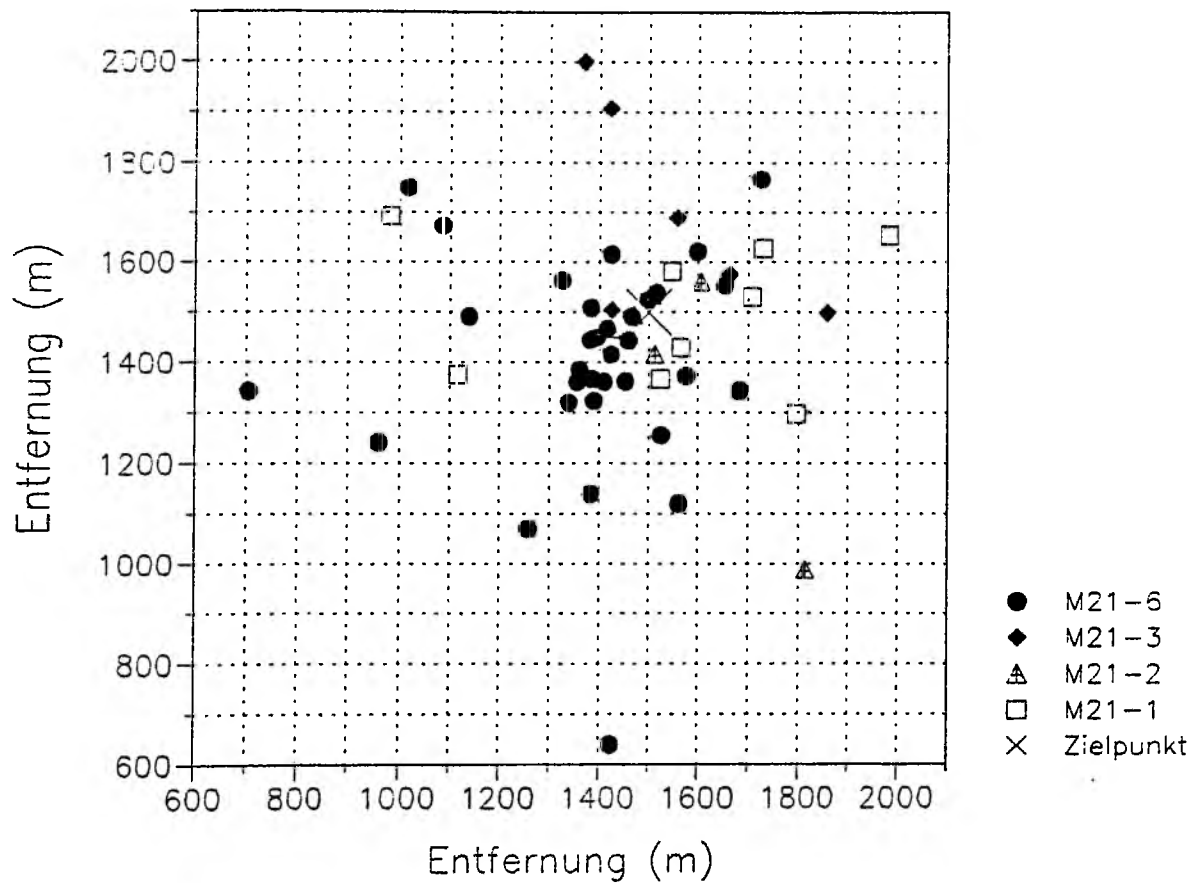


Abbildung 49: Positionen der Multicorer im Transponderfeld bei $47^{\circ}10'N/19^{\circ}35'W$ (Kreuz = Transponderfeldmittelpunkt)

Chloroplatic Pigments (ng Chlorophyll a Equivalents cm^{-3} Sediment)

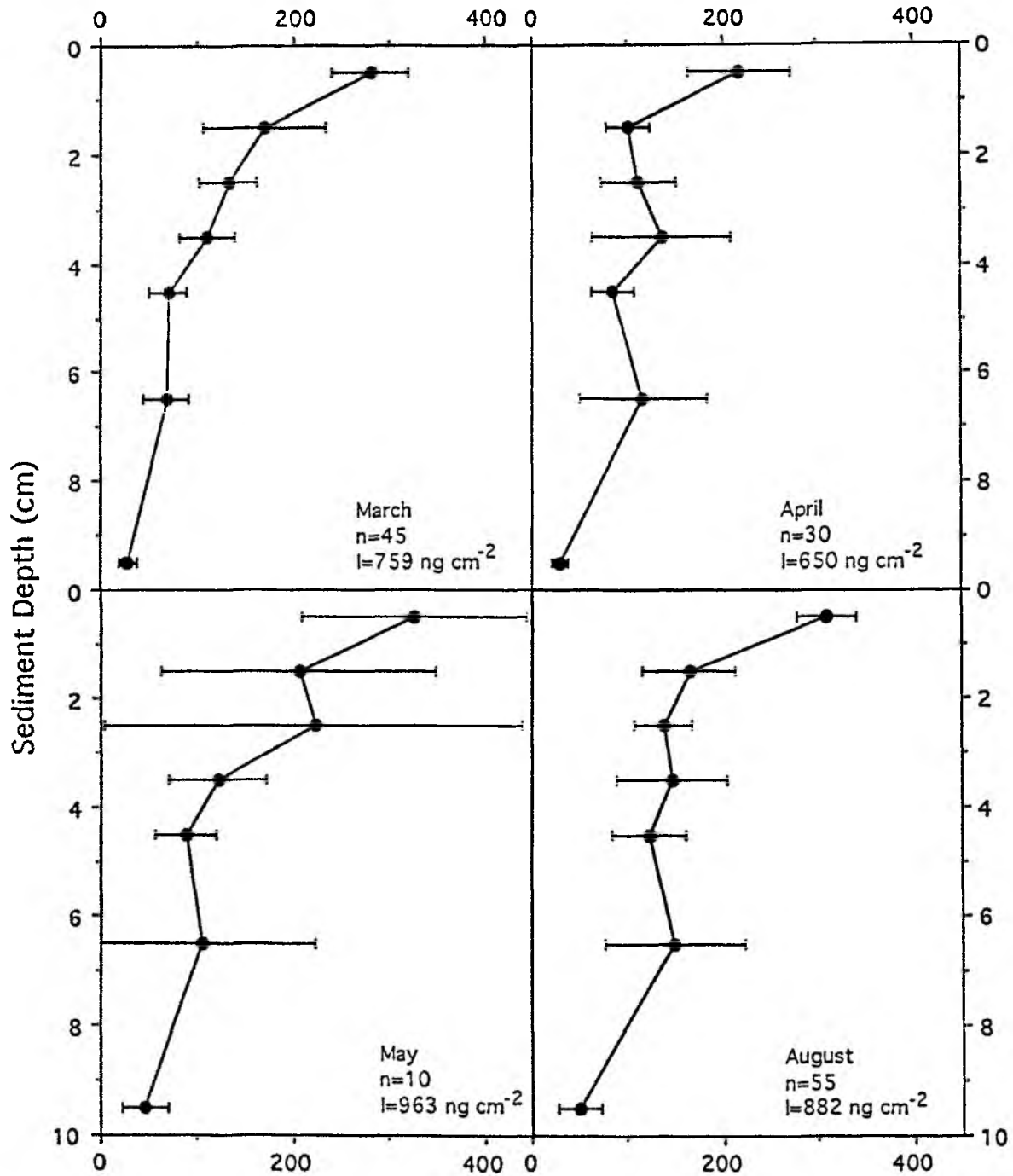


Abbildung 50: Konzentrationen von Chlorophyll a-Äquivalenten im Sediment (Sedimenttiefe bis 10cm; horizontale Balken = 95% Signifikanzbereich; n = Anzahl der Stichproben; I = integrierter Wert für den Sedimenthorizont 0 - 5cm)

gen. Im August wurde in einigen Sedimentproben weißer, stark abgebauter Phytodetritus gefunden. Da unsere Methodik nicht zwischen dem Abbau in der Wassersäule und dem Abbau nach der Deposition unterscheiden kann, wissen wir nicht, ob das Material im August schon in einem relativ "gealterten" Zustand am Meeresboden ankam. Wir haben auch keinen Anhaltspunkt über den Zeitpunkt der Deposition.

Die gleichzeitig durchgeführten Nährstoffmessungen im Epipelagial durch die Kieler JGOFS-Gruppen (KOEVE pers. Mitt.) zeigten eine offensichtliche Abnahme gegenüber den Winterwerten und eine Schichtung, also deutliche Hinweise auf eine Planktonblüte. Ende März wurde diese Schichtung durch starke Stürme zerstört. Diese Sturmperiode hielt bis Ende April an, danach kam es zu einer erneuten Schichtung und einer Planktonblüte, die ihren Niederschlag in den erhöhten Pigmentwerten im Mai fand. Über die planktologischen Ursachen des Sedimentationspulses im Sommer können keine Aussagen gemacht werden, da sich das Schiff zwischen Anfang Mai bis Anfang August in anderen Seegebieten aufhielt. Aus den benthischen Pigmentmessungen sowie den Befunden aus dem Epipelagial ist für das Jahr 1992 eine Reihe von Sedimentationspulsen in das Abyssal festzustellen, die einerseits ungewöhnlich früh begannen und andererseits relativ geringe Mengen von POM am Meeresboden deponierten, da kein Jahresmaximum der Pigmentwerte gemessen wurde. Ein Vergleich der Phaeopigmentwerte zwischen Ende Juli 1986 mit einem starken Sedimentationsereignis (THIEL et al. 1988/1989) und Anfang August 1992 zeigten eine Differenz um den 6-fachen Wert (Abb. 51).

Die Daten aus der Messung der enzymatischen Aktivität mit Fluoresceindiacetat (FDA) entsprachen im Verlauf der Verteilung von Meßwerten für chloroplastische Pigmente im Sediment (Abb. 52). Im März war die enzymatische Aktivität als Reaktion auf den frühen Sedimentationspuls deutlich gesteigert, während die Werte im April zurückgingen. Im Mai kam es noch nicht zu einem erneuten Anstieg, was auf eine Zeitverschiebung zwischen der Deposition von POM und der benthischen Reaktion schließen läßt. Im August erreichten die FDA-Werte im obersten Sedimenthorizont wieder die Werte vom März. Für den August ist jedoch unklar, ob die Messungen Maximumwerte für den zurückliegenden Sedimentationspuls darstellen oder ob schon wieder in der Abklingphase der benthischen Aktivität gemessen wurde.

Die benthische Biomasse wurde als Gesamtadenylat-Gehalt gemessen. Dieser Parameter ist an das Vorhandensein lebender Organismen gebunden und beschreibt Fluktuationen besonders in der Biomasse der kleinen Größenklassen des Benthos. Zwischen März und Mai kam es im Untersuchungsgebiet zu einer deutlichen Abnahme der Adenylat-Biomasse, während im August wiederum die Werte vom März erreicht wurden (Abb. 53). Der saisonale Verlauf der Adenylat-Werte entspricht dem der FDA-Werte. Während in den Sommern

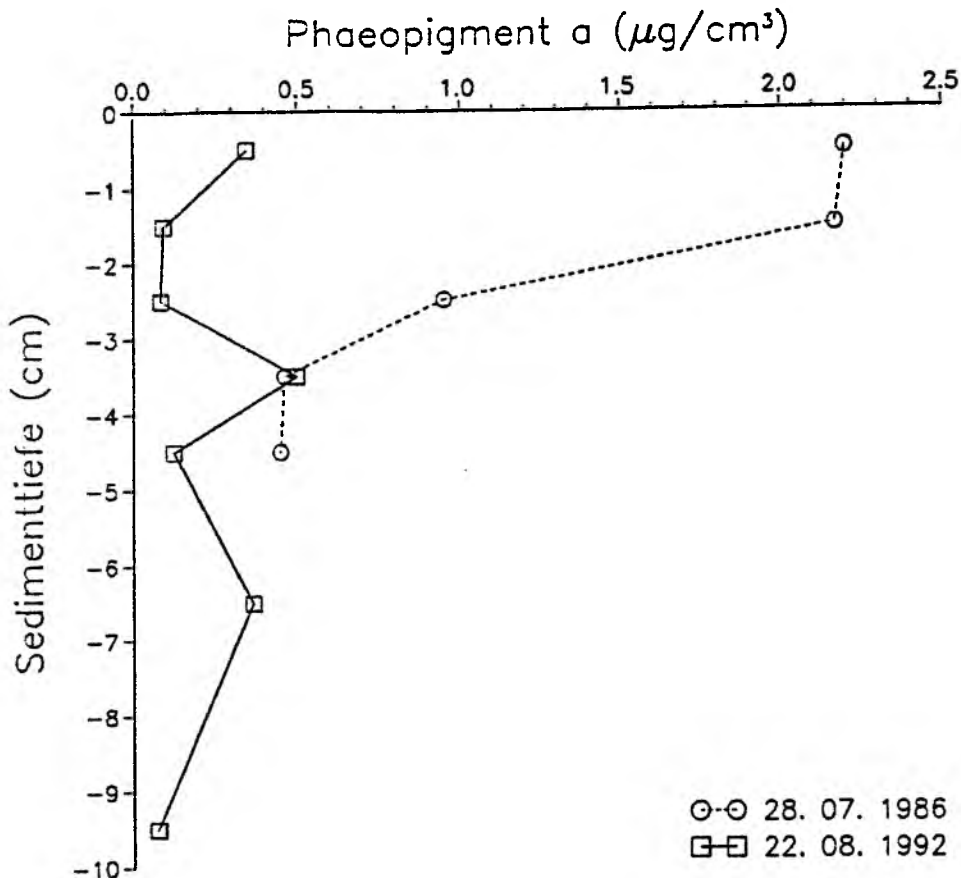


Abbildung 51: Phaeopigmentkonzentration im späten Juli 1986 im Vergleich zum frühen August 1992. Für die Kurve aus 1992 wurden Maximum-Werte zu Grunde gelegt.

1986 und 1989 die Frühsommerwerte des Gesamtadenylats ein deutliches Jahresmaximum zeigten, der 3 - 5mal über den Werten vom März 1985 lag, trat 1992 kein deutliches Biomassemaximum auf. Einen entsprechenden Trend konnte BOETIUS (1992) aus demselben Proben-satz für Phospholipid-Gehalte messen.

Da die Frage der Reaktionszeit des Benthos auf die Deposition von POM weitgehenden ungeklärt ist, wurden bei *in situ* Druck und Temperatur Sedimentproben mit sterilisiertem, gealtertem Phytoplankton inkubiert. Die Aktivität verschiedener hydrolytischer Enzyme, u.a. β -Glucosidase, wurde in Zeitreihen gemessen (Abb. 54). Zu einer deutlichen Erhöhung der enzymatischen Aktivität gegenüber den Kontrollen, die in ihrer Aktivität mehr oder weniger konstant blieben, kam es 7 - 9 Tage nach der Zugabe von

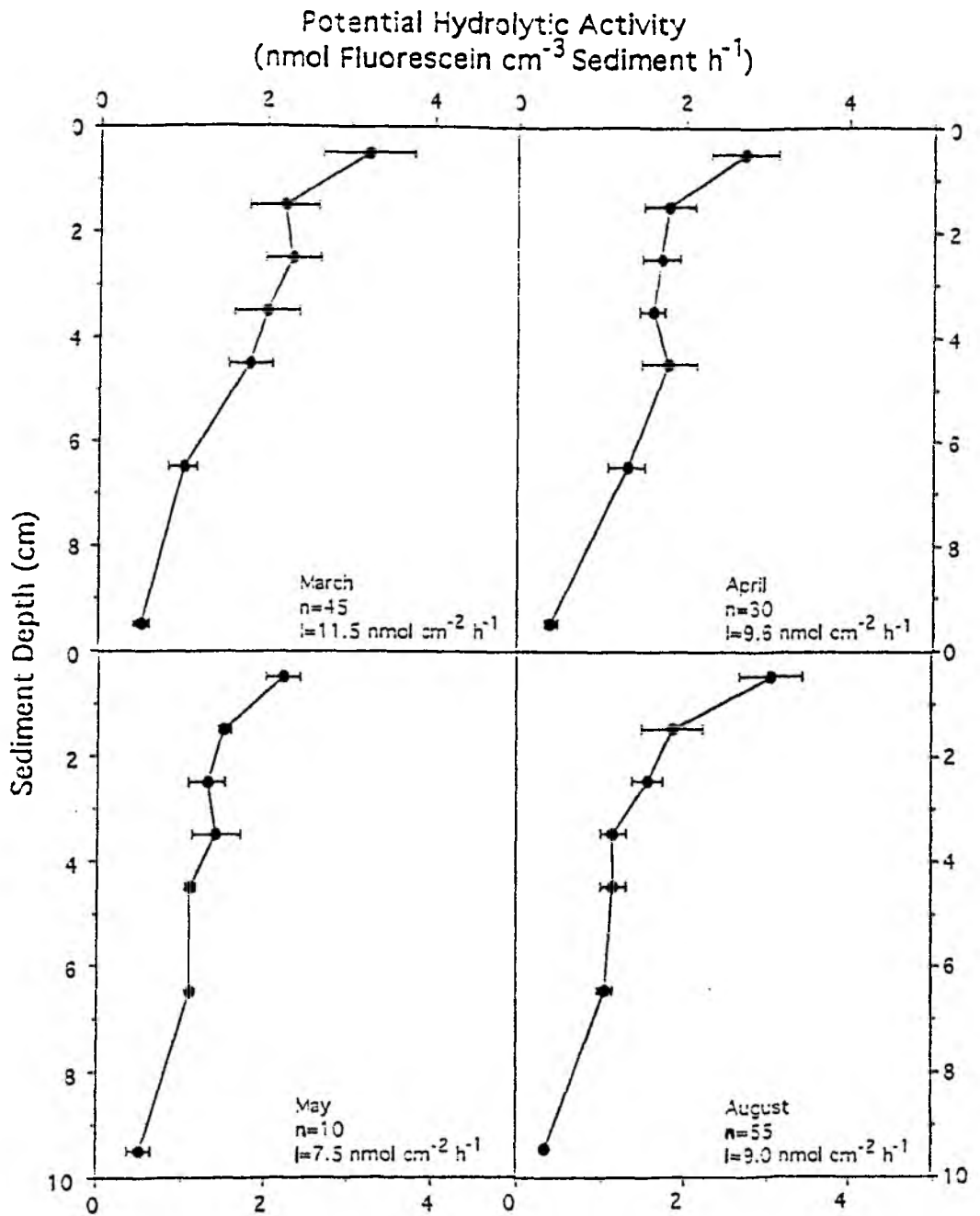


Abbildung 52: Konzentrationen von Gesamtadenylat (ATP+ADP+AMP) als Maß für benthische Biomasse im Sediment (Sedimenttiefe bis 10cm; horizontale Balken = 95% Signifikanzbereich; n= Anzahl der Stichproben; I = integrierter Wert für den Sedimenthorizont 0 - 5cm). Gestrichelte Linien = Werte vom März 1985 ohne vorhergegangene Deposition von Phytodetritus

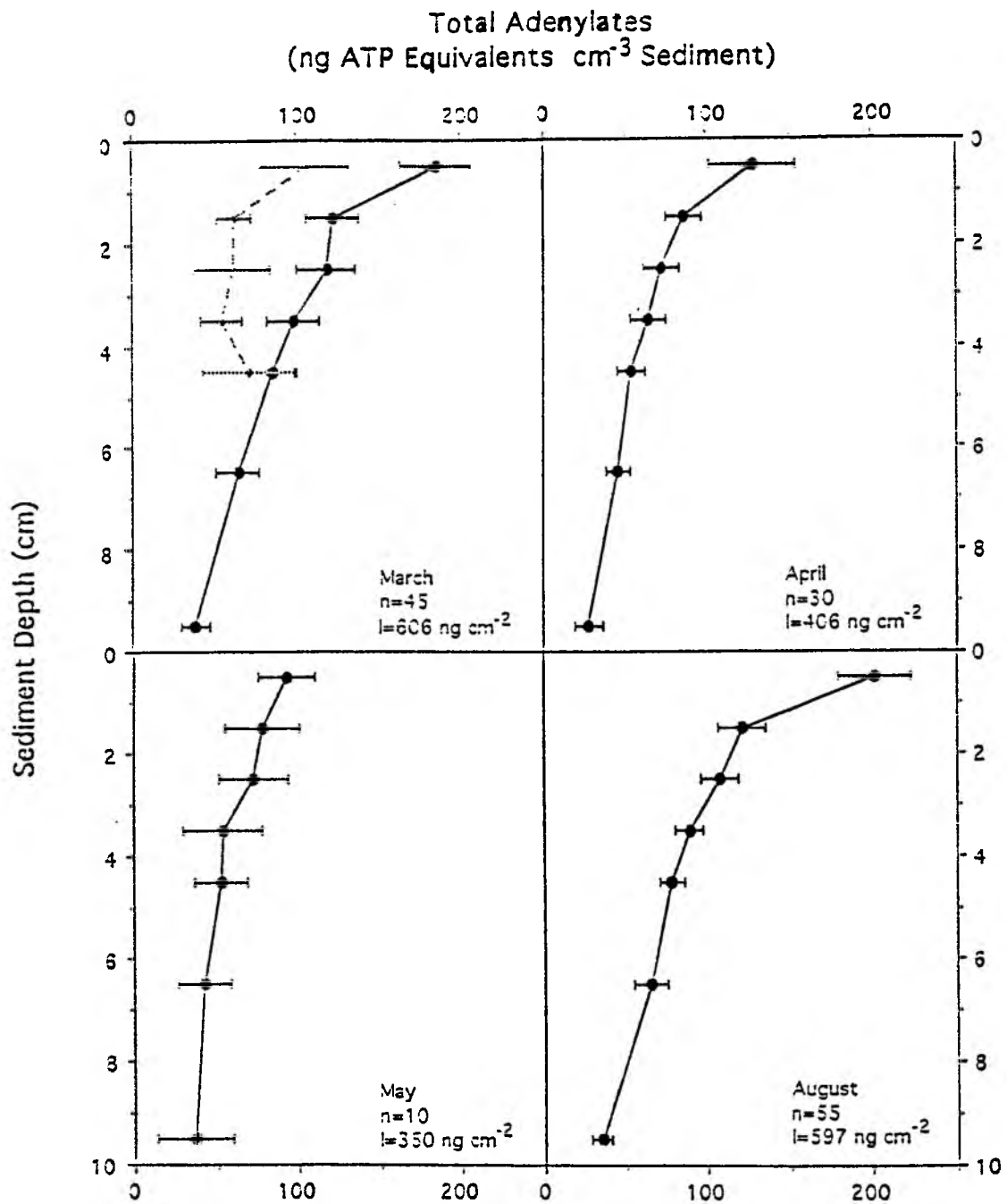


Abbildung 53:

Potentielle hydrolytische Aktivität im Sediment, gemessen mit Fluoresceindiacetat (Sedimenttiefe bis 10cm; horizontale Balken = 95% Signifikanzbereich; n = Anzahl der Stichproben; I = integrierter Wert für den Sedimenthorizont 0 - 5cm)

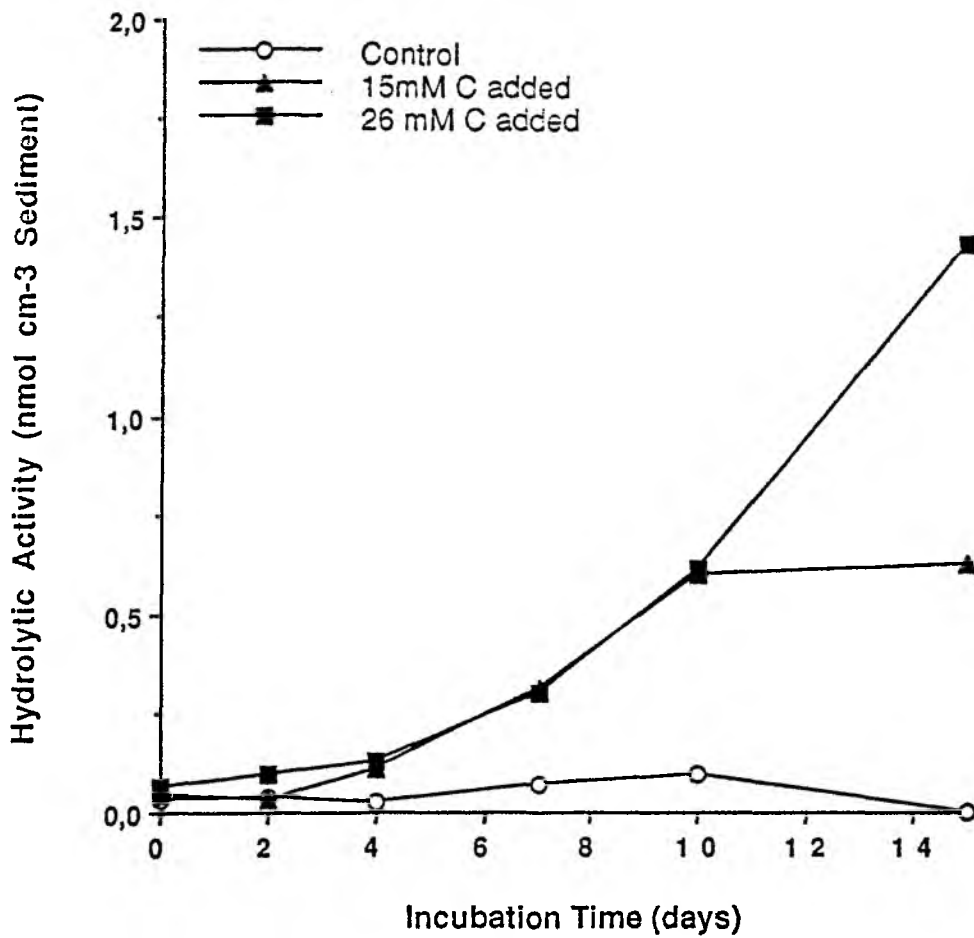


Abbildung 54: Produktion von β -Glucosidase in mit sterilem Phytodetritus inkubierten Sedimentproben bei *in situ* Druck und Temperatur

Phytodetritus. Am Ende des Experiments (Tag 15) war das enzymatische Potential für den Abbau struktureller Polysaccharide in den Proben, die einen Zusatz von $26\mu\text{mol C}_{\text{org}}$ erhielten, etwa doppelt so hoch wie in den Proben, die einen Zusatz von $15\mu\text{mol C}_{\text{org}}$ erhielten. Ein signifikanter Biomasseanstieg konnte jedoch in den 15 Tagen nicht festgestellt werden.

Die Inkubationsexperimente zeigten, daß eine Sukzession von ca. 1 Woche zwischen der Detrituszugabe und der Steigerung der benthischen Aktivität besteht und daß die Bildung substratspezifischer hydrolytischer Enzyme proportional zur Menge des zugegebenen Phytodetritus erfolgt.

Fütterungsexperimente mit bathyalen Sedimentproben (2100m) vom Kontinentalhang der Norwegischen See zeigten ebenfalls eine Stimulation in der Bildung hydrolytischer Enzyme (MEYER-REIL & KÖSTER 1992). Die benthische Reaktion erfolgte sogar früher als im BIOTRANS-Gebiet, was wahrscheinlich durch die viel reichhaltigere benthische Fauna (viele Foraminiferen) hervorgerufen wurde. GRAF (1989) beschreibt ebenfalls die Reaktion bathyalen benthischer Lebensgemeinschaften aus der Norwegischen See. Es wurde innerhalb weniger Tage eine signifikante Steigerung der ATP-Gehalte und der Hitzeproduktion gemessen, die bis in 9cm Sedimenttiefe reichte.

Die Ergebnisse der Probennahmen 1992 im BIOTRANS-Gebiet geben deutliche Hinweise auf eine enge pelago-abyssobenthische Kopplung, auch im offenen Ozean, und durch parallel laufende Inkubationsversuche auf die Amplitude und Dauer benthischer Reaktion auf die Sedimentation von POM. Im Untersuchungszeitraum kam es zur Deposition von Phytodetritus in einer Sequenz von mehreren, relativ kleinen Pulsen, die durch die ungewöhnliche Phytoplanktonentwicklung im Epipelagial gesteuert wurde. Die benthische Lebensgemeinschaft reagierte schnell auf POM-Pulse mit einer Steigerung der Produktion hydrolytischer Enzyme. Diese Aktivitätssteigerung war jedoch nur auf kurze Zeiträume beschränkt. Eine signifikante Steigerung der Biomasse erfolgte nicht. Nach LOCHTE (1992) kommt es nur zu einer Produktion von bakterieller Biomasse, wenn die Menge und Qualität des POM-Pulses hoch genug ist, um die Anforderungen des Erhaltungsstoffwechsels deutlich zu übertreffen. Während z.B. im Frühsommer 1986 eine starke Deposition von POM (vergl. Abb. 51) eine deutliche Produktion bakterieller Biomasse und benthischer Umsatzraten hervorrief (LOCHTE 1992, PFANNKUCHE 1993), kam es in 1992 zu keinem derartig nachhaltigen Sedimentationsereignis. Die Pigmentwerte Ende Juli 1986 waren 5 - 6mal höher als die Maximalwerte Anfang August 1992 (Abb. 51).

Literatur

- BOETIUS, A., 1992: Extrazelluläre hydrolytische Enzymaktivitäten als Parameter für mikrobielle Prozesse in Tiefseesedimenten. Diplomarbeit Fachbereich Biologie Univ. Hamburg: 84pp.
- GOODAY, A.J., 1988: A response by benthic Foraminifera to the deposition of phytodetritus. *Nature (London)*, **332**: 70-73
- GOODAY, A.J. & P.J.D. LAMBSHEAD, 1989: Influence of seasonally deposited phytodetritus on the benthic foraminiferal population in the bathyal northeast Atlantic: the species response. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **58**: 53-67.
- GRAF, G., 1989: Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community. *Nature (London)*, **341**: 437-439.
- LOCHTE, K., 1992: Bacterial standing stock and consumption of organic carbon in the benthic boundary layer of the abyssal North Atlantic. In: ROWE, R. & V. PARIENTE (eds.), *Deep-sea food chains and relation to the global carbon cycle*. NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 1-10.
- MEYER-REIL, L.-A. & M. KÖSTER, 1992: Microbial life in pelagic sediments: the impact of environmental parameters on enzymatic degradation of organic material. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **81**: 65-72.
- PFANNKUCHE, O., 1992: Organic carbon flux through the benthic community in the temperate abyssal Northeast Atlantic. In: ROWE, G. & V. PARIENTE (eds.), *Deep-sea food chains and relation to the global carbon cycle*. NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 183-198.
- PFANNKUCHE, O., 1993: Benthic response to the sedimentation of particulate organic matter at the BIOTRANS station, 47°N, 20°W. *Deep-Sea Res. II*, **40**: 135-149.
- THIEL, H., O. PFANNKUCHE, G. SCHRIEVER, K. LOCHTE, A.J. GOODAY, Ch. HEMLEBEN, R.F.G. MANTOURA, C.M. TURLEY, J.W. PATCHING & F. RIEMANN, 1988/89: Phytodetritus on the deep-sea floor in a central oceanic region of the Northeast Atlantic. *Biol. Oceanog.*, **6**: 203-239.
- TURLEY, C.M., K. LOCHTE & D.J. PATTERSON, 1988: A barophilic flagellate isolated from 4500m in the mid-North Atlantic. *Deep-Sea Res.*, **35**: 1079-1092.
- TURLEY, C.M. & M. CARSTENS, 1991: Pressure tolerance of oceanic flagellates: implications for remineralization of organic matter. *Deep-Sea Res.*, **38**: 403-413.

7 BERICHTE UND ERGEBNISSE AUS DER ARBEITSGRUPPE MIKROBIOLOGIE

7.1 Mikrobiologische Untersuchungen im norwegischen Sognefjord K. Poremba, K. Lochte & G. Rheinheimer

Die Westküste Norwegens ist geprägt von den Spuren der letzten Eiszeit vor 8000-10000 Jahren. Der Eispanzer hat tiefe Trogtäler hinterlassen, die von talwärts gleitenden Gletschern stammen, die in der Hochgebirgskette West-Norwegens besonders starke erodierende Kraft entfalten konnten. Zum Meer hin gehen diese Trogtäler in Fjorde über. Fjorde finden sich auch in solchen Gebieten der Erde, wo Hochgebirgsketten direkt an das Meer grenzen, d.h. in Norwegen, Grönland, Alaska, Britisch Kolumbien (Kanada), sowie in Chile und Neuseeland.

Der Sognefjord ist mit maximal 1250m der tiefste Fjord der Welt und besitzt alle typischen Merkmale eines Fjordes (Abb. 55): eine längliche Form, steile Seitenwände, eine ebene und extrem tiefe Sohle sowie einen seewärtigen Riegel, der entstand, als der Gletscher durch den Salzwasserkontakt schlagartig an Masse und erodierender Gewalt verlor.

Bisher wurden keine mikrobiologischen Untersuchungen im Sognefjord unternommen (SALEN, Bergen, pers. Mitteilung). Ziel unserer Versuche war es, eine Vorstellung von der mikrobiellen Abundanz und Aktivität in der Wassersäule und im Sediment des Sognefjordes zu erhalten.

7.1.1 Methoden

Probennahme

Probenmaterial wurde auf der Fahrt der FS ALKOR (AL22, 22.10. - 04.11.1991) in den norwegischen Sognefjord gewonnen. Für die Gewinnung von Sedimentproben und Sediment-Kontakt-Wasser wurde ein Multicorer nach BARNETT et al. (1984) eingesetzt, der mit seinen 12 Plastikröhren relativ ungestörte Sedimentkerne bis 40cm Tiefe einschließlich etwa 30cm überstehenden Wassers sticht. Für Wasserproben aus dem Bodenkontaktbereich (7m über Grund) bis zur Wasseroberfläche wurden vorgereinigte hydrographische Kranzwasserschöpfer eingesetzt.

Bakterienzahl, Zellvolumen und Biomasse

Die Bakterienzahl wurde durch Epifluoreszenzmikroskopie nach Anfärbung der Zellen mit Acridin-Orange ermittelt (HOBBIE et al. 1977, ZIMMERMANN & MEYER-REIL 1974). Die Zellform und Größe wurde mit einem New-Porton-Grit (Tonbridge, GB) bestimmt und nach der Formel von SIMON & AZAM (1989) in Biomasse-Kohlenstoff umgerechnet.

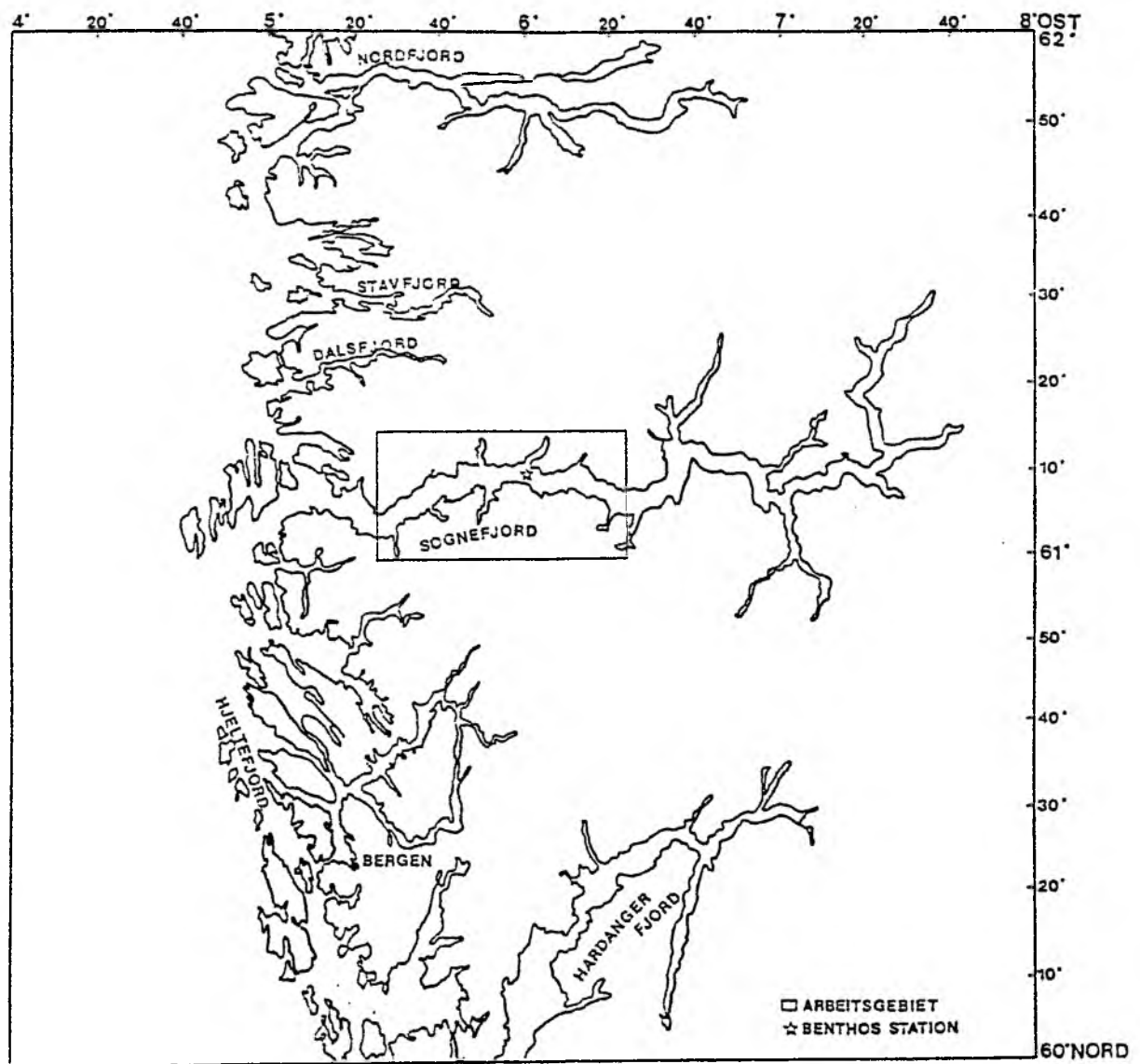


Abbildung 55: Das Arbeitsgebiet

Mikrobielle Aktivität

Die Proben wurden so schnell wie möglich in einen auf *in situ* Temperatur gekühlten Laborcontainer transportiert und dort weiterverarbeitet, um eine Temperaturveränderung des Materials zu verhindern. Das Sediment-Kontakt-Wasser wurde vorsichtig abpipetiert und die Sedimenthorizonte in 1cm-Schritten abgenommen. Das Material wurde mit sterilem Tiefenwasser 1:1 verdünnt, in sterile Polyethylen-Beutel portioniert, mit fluoreszent- oder radioaktiv-markierten Substraten versetzt, eingeschweißt und schließlich unter erhöhten Umgebungsdruck gesetzt. Hierfür diente eine spezielle Druckanlage mit elektrischer Pumpe und wassergefüllten Druckrohren aus Edelstahl. Nach Inkubation des Materials je nach Versuchsanordnung wurden die Beutel geöffnet, mit Formol fixiert oder eingefroren und innerhalb weniger Wochen aufgearbeitet. Standard war die Durchführung von Parallelinkubationen bei 1atm.

In der Regel wurden mehrere Sedimenthorizonte getrennt untersucht und über Trockengewicht die Meßwerte auf ein Volumen von 1cm³ unverdünnten Ausgangsmaterials korrigiert. Die Enzymaktivitäten konnten dann als Vertikalprofile dargestellt werden.

Zur Bestimmung des extrazellulären Hydrolysepotentials im Sediment wurde das fluorogene Modellsubstrat Fluoresceindiacetat verwendet, dessen Spaltung repräsentativ für Esterase-Aktivität ist (HOPPE 1983, 1991; KÖSTER et al. 1991; MEYER-REIL 1990). In Vorversuchen wurde die Substrat-Sättigungskonzentration ermittelt, um im späteren Hauptversuch eventuelle Störeffekte durch suboptimale Substratkonzentration auszuschließen. Die mikrobielle Atmungsaktivität wurde durch Fütterung mit ¹⁴C-markierten *Anacystis*-Zellen (*Cyanobacteria*) ermittelt (LOCHTE 1992). Das Sediment wurde hierzu nach der Inkubation in NaOH überführt und abzentrifugiert. Anschließend wurde alles anmarkierte CO₂ mit HCl ausgetrieben, mit Ethanolamin aufgefangen und im Szintillationszähler gemessen.

7.1.2 Ergebnisse und Diskussion

Im November 1991 wurde mit der Kieler FS ALKOR der norwegische Sognefjord (Abb. 55) untersucht. Die Reise diente der Prüfung neu angeschaffter Geräte und einigen mikrobiologischen Testversuchen. Dies sind unseres Wissens nach die ersten mikrobiologischen Sedimentuntersuchungen im Sognefjord.

Die Hydrographie des Sognefjordes zeigt eine warme, salzarme Oberflächenschicht (0 - 50m) über kaltem, salzreichen Wasser (50 - 1250 m). Dies ist für Fjorde typisch, weil der seewärtige Riegel den vertikalen Wasseraustausch behindert und Schmelzwasser zur Aussüßung des Oberflächenwassers führt. Im Gegensatz zu anderen Fjorden, bei denen der Riegel über die Halokline reicht

und sich anoxische Verhältnisse im Tiefenwasser ausbilden, liegt der Riegel des Sognefjordes bei 200m, so daß in der ganzen Wassersäule einschließlich des Bodenkontaktwassers eine gute Sauerstoffversorgung die Regel ist (pers. Mitt. Prof. SALEN, Bergen).

Der Bakteriengehalt folgt dieser Stratifizierung mit einer hohen Zelldichte um 10^5 ml^{-1} im Oberflächenwasser und geringeren Werten um 10^4 ml^{-1} im Tiefenwasser (Abb. 56). An der Sedimentoberfläche (Abb. 57) steigen die Zellzahlen auf fast 10^9 cm^{-3} an und fallen mit zunehmender Sedimenttiefe langsam ab. Die Daten liegen im Bereich von anderen, vergleichbar tiefen marinen Biotopen. Die Zelldichte im Sediment ist zwar etwas niedriger als in der Tiefsee, jedoch ist dies auf die grobkörnige Struktur des Sedimentes zurückzuführen. Nach MEYER-REIL (1984) ist der Bakteriengehalt im Sediment direkt proportional zur besiedelbaren Oberfläche, so daß bei feinkörnigem Material mit höherer Zellzahl zu rechnen ist.

Integriert auf die gesamte, 1250m hohe Wassersäule des Sognefjordes ergeben sich mit $5 \times 10^{13} \text{ Zellen m}^{-2}$ und 1533 mg C m^{-2} bakterieller Biomasse ähnliche Werte wie in den obersten 10cm des Sediments ($6,2 \times 10^{13} \text{ Zellen m}^{-2}$ und 1596 mg C m^{-2}). Weder diese Gegenüberstellung noch die Angabe von Zelldichten in verschiedenen Kompartimenten ermöglicht jedoch eine Aussage über die Bedeutung von Bakterien im untersuchten Biotop, denn es konnte mit den verwendeten Methoden keine Unterscheidung zwischen lebenden und toten Organismen bzw. Biomasse getroffen werden. Insbesondere im Sediment kann aber mit einem hohen Anteil Stoffwechsel-inaktiver Organismen gerechnet werden.

Die Hydrolyse-Aktivität für FDA (Modellsubstrat für Esterase-Aktivität) variierte zwischen 10 und $30 \text{ nmol ml}^{-1} \text{ h}^{-1}$ und liegt damit größenordnungsmäßig zwischen den Befunden aus Tiefseesediment (BIOTRANS-Gebiet, 4550m tief, $1 - 6 \text{ nmol ml}^{-1} \text{ h}^{-1}$, s. Abb. 64) und sandig-schlickigem Flachmeer-Sediment (Nordsee, 35m tief, $0,5 - 1,5 \mu \text{mol ml}^{-1} \text{ h}^{-1}$, KÖSTER 1992). Daraus läßt sich ableiten, daß sich das FDA-Spaltungspotential in marinen Sedimenten umgekehrt proportional zur Wassertiefe des Untersuchungsgebietes verhält, und auch im Sediment des Sognefjord findet sich ein FDA-Spaltungspotential, das in ebenso tief gelegenen Meeresböden des küstenfernen Ozeans erwartet werden würde, obwohl der Fjord viel dichter an der Küste gelegen ist. Das Vertikalprofil der FDA-Hydrolyse-Aktivität (Abb. 58) verhält sich insofern eigentümlich, als ein Aktivitätsmaximum im mittleren Horizont zu verzeichnen ist, welches zudem mit einem erhöhten Zellvolumen (Tab. 7) korreliert. Untersuchungen von MEYER-REIL & KÖSTER (1992) ergaben ähnliche Beobachtungen in durch Bioturbation geprägten Tiefseesedimenten. Zwar wurden einzelne Würmer und z.T. intakte Zweige in mittleren Sedimentschichten des Sognefjordes gefunden, doch wurden keine quantitativen Bestimmungen dieser Organismen parallel zu den hier durchgeführten Experimenten vorgenommen. Somit

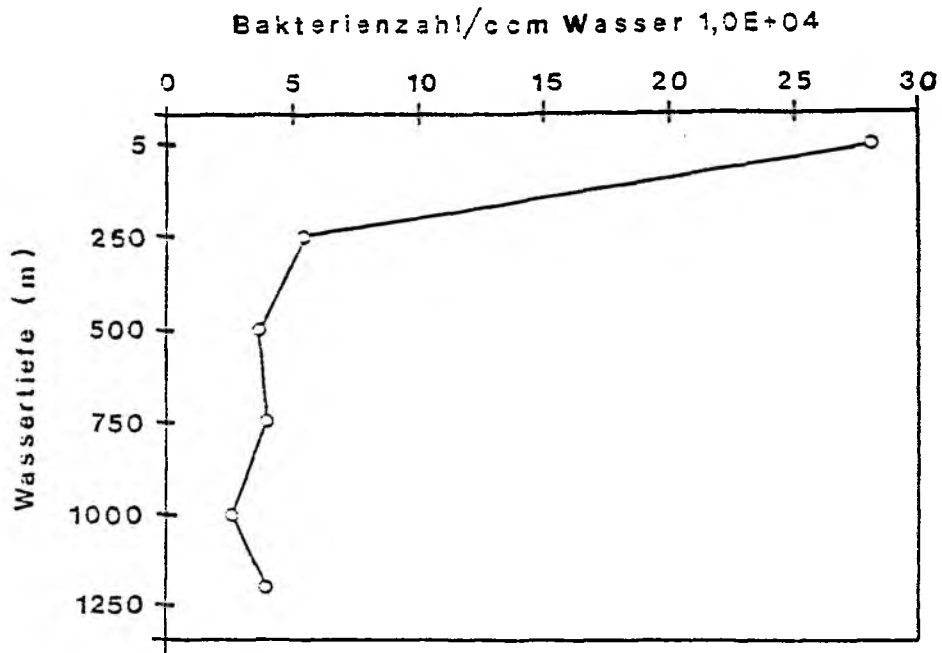


Abbildung 56: Bakteriengehalt in der Wassersäule des Sognefjords (n = 1)

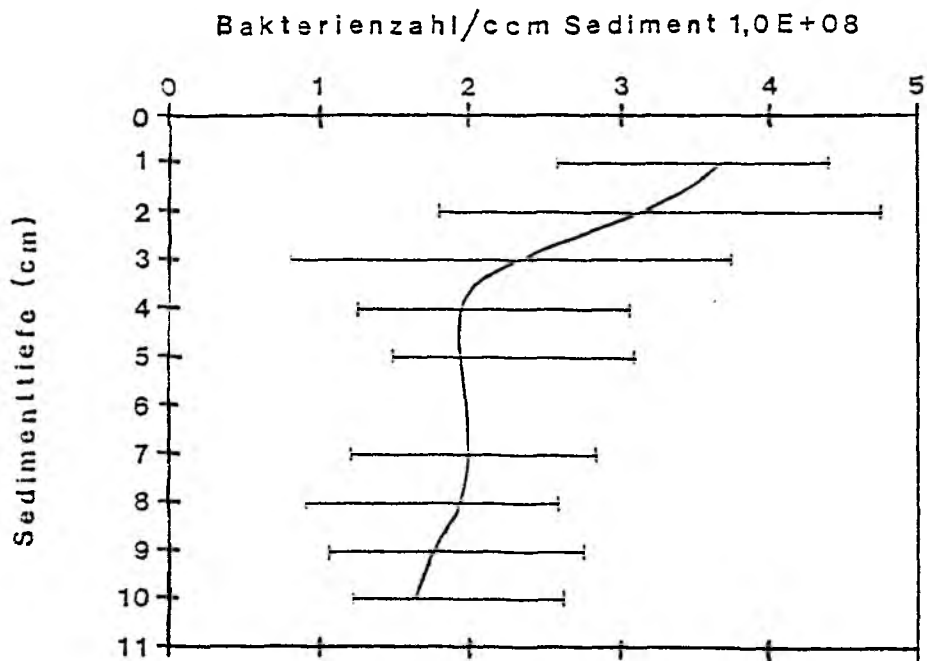


Abbildung 57: Bakteriengehalt im Sediment des Sognefjords (n = 7, +/- Standardabweichung)

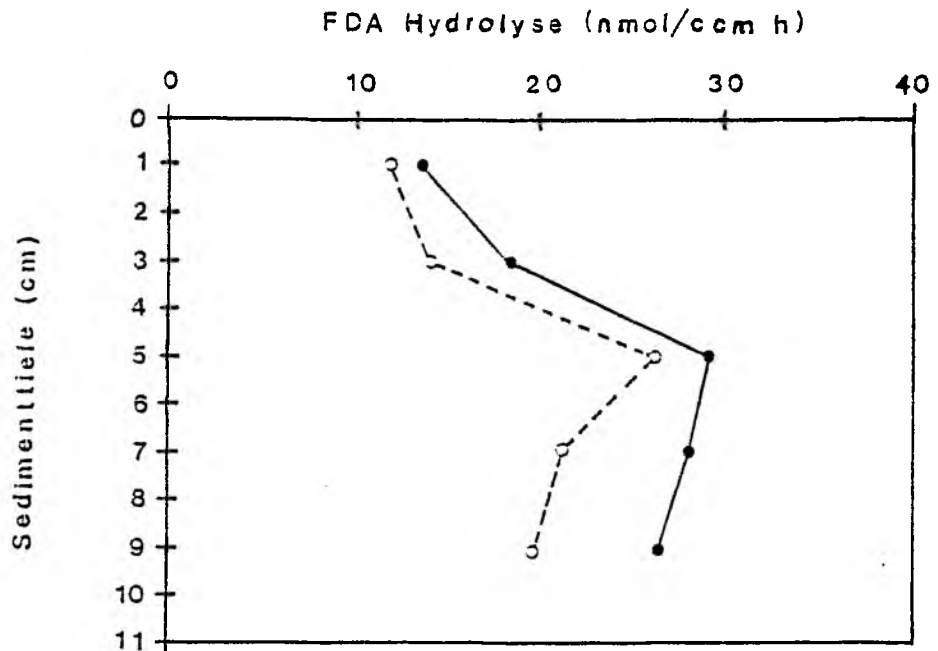


Abbildung 58: Mikrobielle FDA-Hydrolyse (Potential) im Sediment des Sognefjords bei unterschiedlichem Inkubationsdruck (durchgezogene Linie = 1atm, gestrichelte Linie = 125atm)

ist Bioturbation oder eine anoxische Sprungschicht als Ursache für das eigentümliche FDA-Profil im Fjord wohl möglich, aber nicht gesichert. Als zweite Ursache könnte das Auftreten einer Grenzschicht zwischen oxischen und anoxischen Verhältnissen in dieser Sedimenttiefe angenommen werden. KÖSTER (1992) konnte solche erhöhten FDA-Hydrolysewerte an der Redoxsprungschicht in mehreren Flachwassersedimenten zum Teil auch mit einer erhöhten Biomasse in dem betreffenden Horizont zeigen. Für den Sognefjord fehlen hierfür unterstützende Daten zum O_2 - oder Nitrat-Gehalt des Porenwassers, so daß auch dies nur als eine ungesicherte Möglichkeit angesehen werden kann.

Höhere FDA-Hydrolyseraten wurden bei 1atm Inkubationsdruck gefunden im Vergleich zu 125atm. Eine Bevorzugung von 1atm gegenüber *in situ* Druck wurde auch im Experiment zur Veratmung von radioaktiv markiertem Algenmaterial gefunden (Abb. 59). Im Oberflächenhorizont (0 - 2cm) war die Aktivität höher als in 4 - 6cm Sedimenttiefe. Dies entspricht der mit zunehmender Sedimenttiefe abnehmenden Konzentration der Bakterien (Abb. 57).

Tabelle 7: Mikrobielle Parameter von Wassersäule (n = 1) und Sediment (n = 7) des Sognefjordes (1250m Wassertiefe)

Wassersäule			
Tiefe (m)	Bakterienzahl (10^4 x Zellen / ml)	mittleres Zellvolumen (μm^{-3})	Bakterien-Biomasse (ng C / ml)
5	28,47	0,132	7,309
250	5,39	0,203	1,743
500	3,64	0,198	1,109
750	3,86	0,184	1,162
1000	2,62	0,187	0,793
1200	4,03	0,184	1,230
Sediment			
Tiefe (cm)	Bakterienzahl (10^8 x Zellen / cm^3)	mittleres Zellvolumen (μm^{-3})	Bakterien-Biomasse (ng C / cm^3)
0-1	8,02	0,201	26000
1-2	6,77	0,160	17800
2-3	7,02	0,113	15900
3-4	5,68	0,135	14300
4-5	6,77	0,174	19400
6-7	5,93	0,121	13700
7-8	5,52	0,121	12600
8-9	5,18	0,127	11800
9-10	4,68	0,140	11600

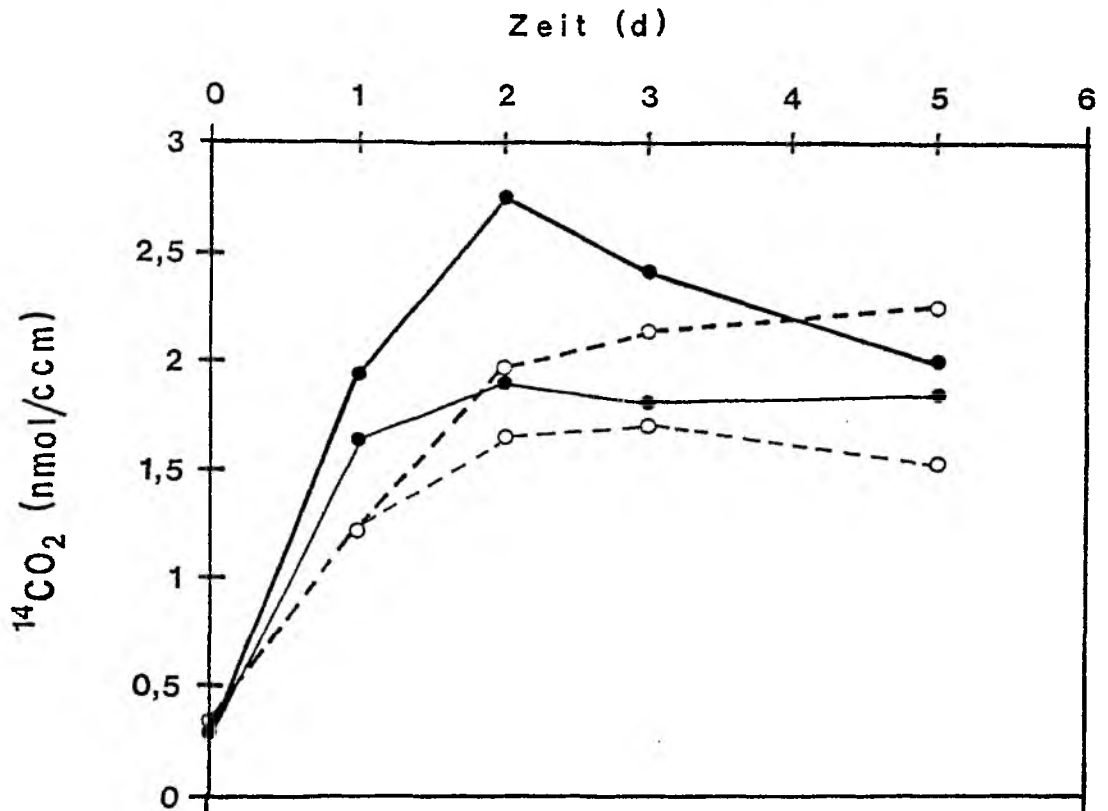


Abbildung 59: Veratmung von radioaktiv markierten Algen gemessen an freigesetztem $^{14}\text{CO}_2$, untersucht an Bakterien der Sedimenthorizonte 0 - 2cm (durchgezogene Linie) und 4 - 5cm (gestrichelte Linie) des Sognefjords bei unterschiedlichem Inkubationsdruck (fett: 1atm, dünn: 125atm)

Mikrobielle Gemeinschaften, deren Aktivität unter *in situ* Druck höher ist als bei 1atm (Barophilie), wurden mit diesen Methoden bisher nur in abyssalen Proben gefunden (LOCHTE & RHEINHEIMER 1990; LOCHTE 1992). Wegen der relativ geringen Wassertiefe des Sognefjordes ist die Entwicklung einer barophilen Gemeinschaft unwahrscheinlich. Darüber hinaus wird aus den umgebenden Landgebieten viel terrestrisches Material deponiert, so daß vermutlich terrestrische Bakterien mit hohen Aktivitäten bei 1atm die benthischen Mischpopulationen dominieren.

7.1.3 Zusammenfassung

Wegen der kurzen Fahrtzeit konnten im Sognefjord nur wenige Proben bearbeitet werden. Hinsichtlich Bakterienzahl und Biomasse wurden im Fjord ähnliche Werte gefunden, wie sie aus anderen marinen Biotopen bekannt sind. Das mikrobielle Aktivitätspotential im Sediment liegt in einem für die Wassertiefe von 1250m zu erwartenden mittleren Bereich. Die Deutung und Signifikanz des gefundenen Vertikalprofils bleibt wegen mangelnder Wiederholungsversuche ungewiß. Zukünftige Untersuchungen sollten die Natur und Konzentration des natürlicherweise im Sognefjord anfallenden Depositionsmaterials genauer berücksichtigen und die räumliche und zeitliche Variabilität der hier vorgefundenen Daten beleuchten.

Literatur

- BARNETT, P.R.O., WATSON, J. & CONELLY, C., 1984: A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from shelf, bathyal and abyssal sediments. *Oceanol. Acta*, 7: 399-408.
- HOBBIE, J.E., J.R. DALEY & S. JASPAR, 1977: : Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 33: 1225-1228.
- HOPPE, H.-G., 1983: Significance of exoenzymatic activities in the ecology of brackish water: measurements by means of methylumbelliferyl-substrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 299-308.
- HOPPE, H.-G., 1991: Microbial extracellular enzyme activity: a new key parameter in aquatic ecology. In CHROST, R.J. (ed.), *Microbial enzymes in aquatic environments*. Springer Verlag, New York, pp. 60-83.
- KÖSTER, M., 1992: Mikrobieller Abbau von organischem Material an Grenzzonen. *Ber. SFB 313, Univ. Kiel*, 35: 1-148.

- KÖSTER, M., P. JENSEN & L.-A. MEYER-REIL, 1991: Hydrolytic activity of organisms and biogenic structures in deep-sea sediments. In: CHROST, R.J. (ed.), Microbial enzymes in aquatic environments. Springer Verlag, pp. 298-310.
- LOCHTE, K., 1992: Bacterial standing stock and consumption of organic carbon in the benthic boundary layer of the abyssal North Atlantic. In: ROWE, G.T. & V. PARIENTE (eds.), Deep-sea food chains and the global carbon cycle. NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 1-10.
- LOCHTE, K. & G. RHEINHEIMER, 1990: Bakterien im Sediment und bodennahen Wasser. In: PFANNKUCHE, O., W. BECKMANN, B. CHRISTIANSEN, K. LOCHTE, G. RHEINHEIMER, H. THIEL & H. WEIKERT (eds.), BIOTRANS. Biologischer Vertikaltransport und Energiehaushalt in der bodennahen Wasserschicht der Tiefsee. Ber. Zentrum Meeres- u. Klimaforsch. Univ. Hamburg, 10: 55-77.
- MEYER-REIL, L.-A., 1984: Bacterial biomass and heterotrophic activity in sediments and overlying waters. In HOBBIIE, D.E., & P.J.L. WILLIAMS (eds.), Heterotrophic activity in the sea. Plenum Press, New York, 523-546.
- MEYER-REIL, L.-A., 1990: Microorganisms in marine sediments: considerations concerning activity measurements. Arch. Hydrobiol. Beih., 34: 1-6.
- MEYER-REIL, L.-A. & M. KÖSTER, 1992: Microbial life in pelagic sediments: the impact of environmental parameters on enzymatic degradation of organic material. Mar. Ecol. Prog. Ser., 81: 65-72.
- SIMON, M. & F. AZAM, 1989: Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. Mar. Ecol. Prog. Ser., 51: 201-213.
- ZIMMERMANN, R. & L.-A. MEYER-REIL, 1974: : A new method for fluorescence staining of bacterial populations on membrane filters. Kieler Meeresforsch., 30: 24-27.

7.2 Mikrobielle Abundanz und Aktivität in Sediment und bodennahem Wasser

K. Poremba, K. Lochte & G. Rheinheimer

Im Projekt BIOTRANS (1984 - 1990) wurde bereits die Rolle der Bakterien in Bodengrenzschicht und Sediment des Tiefseebodens untersucht. Die quantitativ dominierende Organismengruppe am Tiefseeboden des NO-Atlantik (47°N/19°W) sind Bakterien mit einer Biomasse von etwa 2 - 4g C m⁻² (LOCHTE & RHEINHEIMER 1990; LOCHTE 1992). Signifikante kleinräumige Variationen wurden nicht festgestellt, dafür verdoppelt sich die bakterielle Biomasse in Sedimentkernen von Frühling zu Sommer, wenn die Befunde verschiedener Expeditionen miteinander verglichen wurden, so daß eine saisonale Oszillation der Bakterienbiomasse nahe liegt. Die auftretenden Zellkonzentrationen sind zwar denen von Flachwasserbiotopen vergleichbar (z.B. MEYER-REIL 1986), doch die nächsthöheren Größenklassen der Meio- und Makrofauna treten so stark in den Hintergrund (etwa 100mg C m⁻², PFANNKUCHE 1990), daß sehr wahrscheinlich der biologische Abbau herabsedimentierenden organischen Materials in erster Linie ein mikrobieller Prozeß ist. Nach Schätzungen wird POM in der Tiefsee zu 90% veratmet (LORENZEN et al. 1983; BENDER & HEGGIE 1984; SMITH et al. 1987) und nur 10% gehen in den Aufbau neuer Biomasse ein. Dieses einseitige Verhältnis mag zum einen mit der Nahrungsarmut zusammenhängen, bei der die Energiegewinnung Vorzug vor der Biomassessynthese hat, zum anderen dürfte das herabsedimentierte Material relativ schwer abbaubar und ernährungsphysiologisch minderwertig sein. Diese Relationen konnten durch Experimente innerhalb von BIOTRANS in etwa bestätigt werden (TURLEY & LOCHTE 1990). Die hierbei beobachteten mikrobiellen Umsatz- und Wachstumsraten in Tiefseesediment lagen in der Größenordnung von solchen aus dem Oberflächenwasser (LOCHTE & TURLEY 1988; DEMING et al. 1981; DEMING 1985).

Das Projekt BIO-C-FLUX versteht sich als Fortsetzung von BIOTRANS und hat, auf den bestehenden Erkenntnissen aufbauend, folgende Aspekte bearbeitet:

- Charakterisierung, Lokalisierung und Quantifizierung von mikrobieller Abundanz und Aktivität in verschiedenen Kompartimenten der bodennahen Wasserschicht und des Sedimentes,
- Geographische Unterschiede in der mikrobiellen Aktivität (Geographische Variabilität, bearbeitet durch die Beprobung des Madeira-Beckens bei 34°N/20°W und der BIOTRANS-Station bei 47°N/20°W),
- Saisonale Unterschiede in der mikrobiellen Aktivität (Saisonale Variabilität, bearbeitet durch die Beprobung der BIOTRANS-Station im März und August 1992).

7.2.1 Methoden

Probennahme

Probenmaterial wurde auf den Fahrten des FS METEOR (M12/3, 27.05.-30.06.1990, M21/1, 16.03.-09.04.1992 und M21/6, 26.07.-31.08.1992) und des FS ALKOR (AL22, 22.10.-04.11.1991) gewonnen. Die METEOR-Reisen führten in den NO-Atlantik, wo neben der Hauptstation 47°N/19°W auch Material von 34°N/20°W und 59°N/19°W genommen wurde. Bei 47°N/19°W wurde das Gebiet durch Transponder markiert, so daß die Probennahme weitgehend innerhalb eines Areals von 200 x 200m erfolgen konnte. Die ALKOR-Fahrt führte in den norwegischen Sognefjord (s. Kap. 7.1), wo in einem relativ tiefen Meeresgebiet (1250m) ein Instrumenten- und Methodentest durchgeführt wurde.

Für die Gewinnung von Sedimentproben und Sediment-Kontakt-Wasser wurde ein Multicorer nach BARNETT et al. (1984) eingesetzt, der mit seinen 10 - 14 Plastikröhren relativ ungestörte Sedimentkerne bis 40cm Tiefe einschließlich etwa 30cm überstehenden Wassers sticht. Für Wasserproben aus dem Bodenkontaktbereich (7m über Grund) bis zur Wasseroberfläche wurden vorgereinigte, hydrographische Kranzwasserschöpfer eingesetzt.

Bakterienzahl, Zellvolumen und Biomasse

wurden wie im Kapitel 7.1.2 beschrieben bestimmt und nach der Formel von NAGATA (1988) in Biomassen-Kohlenstoff umgerechnet.

Mikrobielle Aktivität

Die generelle Methode zur Bestimmung der mikrobiellen Aktivität wurden in Kapitel 7.1.2 beschrieben.

Zur Charakterisierung der im Sediment vorkommenden biologischen Aktivitäten wurden fluorogene Modellsubstrate verwendet, deren Spaltung repräsentativ für bestimmte hydrolytische Abbauvorgänge ist, z.B. für Protease-, Esterase-, Lipase-, Chitinase- und Glucosidase (HOPPE 1983, 1991; KÖSTER et al. 1991; MEYER-REIL 1990). In Vorversuchen wurde die Substrat-Sättigungskonzentration ermittelt, um im späteren Hauptversuch eventuelle Störeffekte durch suboptimale Substratkonzentration auszuschließen. Die gewählten Substratkonzentrationen waren 1mM MCA-Leucin, 100µM Fluoresceindiacetat, 50µM MUF-Heptonat, 100µM MUF-Glucosamid, 50µM MUF- α -Glucosid und 100µM MUF- β -Glucosid. Die Nitrifikationsaktivität wurde ermittelt, indem die Konzentrationen von NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- im Porenwasser von Sedimentkernen vor und nach Inkubation untersucht wurden.

Die mikrobielle Atmungsaktivität wurde durch Fütterung mit $1,89\text{nmol } ^{14}\text{C}$ -markierten *Anacystis*-Zellen cm^{-3} (*Anacystis spec.*, Cyanobacteria) ermittelt (LOCHTE 1992). Das Sediment wurde hierzu nach 2-tägiger Inkubation in NaOH überführt und abzentrifugiert. Anschließend wurde alles anmarkierte CO_2 mit HCl ausgetrieben, mit Ethanolamin aufgefangen und im Szintillationszähler gemessen. Auf der Basis von Respirationsdaten aus 3 Horizonten (0-1, 4-5 und 9-10cm) und unter Annahme einer mit zunehmender Sedimenttiefe linear abnehmenden Aktivität wurde durch trapezoidale Integration auf die Respirationsraten der nicht untersuchten Schichten rückgeschlossen, um die Respirationsleistung pro m^2 in den oberen 10cm des Sedimentes berechnen zu können.

Die Aufnahme von radioaktiv markierten Aminosäuren wurde in zwei Sedimenttiefen (0-2cm und 6-7cm) bei geringen Substratkonzentrationen mit ^3H -Leucin (3,5nM Leucin) und mit ^{14}C -Aminosäuren Mischung (200nM Aminosäuren Kohlenstoff) (Amersham) untersucht. Die natürlichen Konzentrationen freier Aminosäuren im Sediment liegen bei 24 - 120nM Leucin und bei 1000 - 2000nM gesamte Aminosäuren (HPLC Messung M. SIMON). Die zugegebenen radioaktiven Substrate erhöhten daher die natürlichen Konzentrationen nur unwesentlich. Die Sedimentproben wurden mit gleichen Volumina sterilen Tiefseewassers verdünnt und in 10ml Unterproben auf sterile Polyethylen-Beutel verteilt. Nach Zugabe der radioaktiven Substrate wurden die Beutel verschweißt und unter *in situ* Druck und Temperatur sowie bei 1atm Druck als Zeitreihenversuch bis zu 16h inkubiert. Durch Zugabe von 1ml Formol wurde die Inkubation beendet. Die Proben wurden tiefgefroren gelagert bis zur weiteren Analyse im Labor. Für ^3H -Leucin wurden die Proben mehrmals durch Zentrifugation und Aufschwemmen mit reinem Seewasser gewaschen, um überschüssiges, radioaktives Substrat zu entfernen, das Pellet wurde getrocknet und sein Gehalt an ^3H -markierten organischen Substanzen durch Verbrennen im Probenoxidizer (Packard) bestimmt. Für das ^{14}C -Aminosäuren-Gemisch wurden vor dem Einfrieren Unterproben entnommen, in denen der Gehalt an $^{14}\text{CO}_2$ bestimmt wurde, entsprechend der Beschreibung für ^{14}C -*Anacystis*-Zellen. Die restliche Probe wurde eingefroren und der Gehalt an ^{14}C -markierten organischen Substanzen durch Verbrennen im Probenoxidizer bestimmt (s.o.).

Die Produktion bakterieller Biomasse wurde durch "Verfütterung" von ^3H -markiertem Thymidin verfolgt (FUHRMANN & AZAM 1982; MORIARTY 1984). In Wasserproben wurde eine Substratkonzentration von 10nM Thymidin gewählt und in Sedimentproben eine von 25nM. Nach der 24-stündigen Inkubation wurden die Proben filtriert, mit eiskalter TCA gewaschen und das unlösliche Präzipitat als Maß für inkorporiertes Thymidin im Szintillationszähler gemessen. Auf der Basis von üblichen Umrechnungsfaktoren (z.B. JGOFS 1990) wurde auf den neusynthetisierten Biomasse-Kohlenstoff geschlossen. Die bakterielle Thymidininkorporation wurde in den 0 - 1 und 4 - 5cm

Horizonten bestimmt und unter Annahme einer mit zunehmender Tiefe linear abnehmenden Aktivität auf die Raten der übrigen Horizonte bis 10cm Tiefe rückgeschlossen, so daß die bakterielle Produktion pro m² in den oberen 10cm des Sedimentes angegeben werden konnte.

7.2.2 Geographische Unterschiede in mikrobieller Aktivität

Die Sedimentation von organischem Material zum Meeresboden stellt die wichtigste Nahrungsquelle für die Tiefseeorganismen dar und bestimmt ihre metabolische Aktivität. Bei verschiedenen hohem Sedimentationseintrag sind daher Unterschiede in der bakteriellen Aktivität im Sediment zu erwarten. Um diese Hypothese zu testen, wurde im Vergleich zur BIOTRANS-Station bei 47°N/20°W (Wassertiefe 4550m) eine Station in der Madeira-Tiefsee-Ebene bei 34°N/20°W (Wassertiefe 5120m) untersucht, die geringere Primärproduktion im Oberflächenwasser aufweist. Sehr weiche Sedimente mit hohem Wassergehalt von 76% an der Oberfläche bis 59% in 10cm Tiefe liegen bei Madeira vor. Im BIOTRANS-Gebiet sind die Sedimente weniger wasserhaltig mit 65% an der Oberfläche und 50% in 10cm Tiefe. Es ist anzunehmen, daß diese Unterschiede durch höhere Bodenströmungen im BIOTRANS-Gebiet (NYFFELER & GODET 1986) im Vergleich zur Madeira-Tiefsee-Ebene hervorgerufen werden.

Die Beprobung der beiden Stationen erfolgte kurz hintereinander: BIOTRANS-Gebiet 4. - 13. Juni 1990, Madeira-Tiefsee-Ebene 19. - 23. Juni 1990. Es wurden mehrere Parameter der mikrobiellen Aktivität und die Verteilung der Bakterienzahlen im Sediment bestimmt. Während auf der südlicheren Station schon erste, geringe Anzeichen von Phytodetritus (s. Kapitel 6.2) festgestellt wurden, waren im BIOTRANS-Gebiet offenbar noch keine meßbaren Sedimentationseinträge zu verzeichnen.

Die Bakterienzahlen zeigten im BIOTRANS-Gebiet eine graduelle Abnahme mit der Sedimenttiefe von 13 auf 3×10^8 Zellen ml⁻¹, während sie auf der Madeira-Tiefsee-Ebene gleichbleibend hohe Zahlen um 6 bis 9×10^8 Zellen ml⁻¹ bis in 10cm Tiefe aufwiesen (Abb. 60). Die integrierten Bakterienzahlen der obersten 10cm des Sediments unterschieden sich auf beiden Stationen nicht (BIOTRANS-Gebiet: $7,1 \pm 1,58 \times 10^9$ Zellen ml⁻¹; Madeira-Tiefsee-Ebene: $7,2 \pm 1,14 \times 10^9$ Zellen ml⁻¹).

Die Hydrolyseraten von Fluoresceindiacetat (FDA) waren in beiden Untersuchungsgebieten am höchsten in den obersten Sedimenthorizonten (Abb. 61). Im BIOTRANS-Gebiet wurden gleichbleibend hohe Werte in den obersten 2cm gefunden. Dies kann auf eine gute Durchmischung durch Bioturbation hinweisen. Auf der südlichen Vergleichsstation war eine ähnliche Durchmischung der obersten Horizonte nicht erkennbar. Die erhöhte Aktivität hydrolytischer

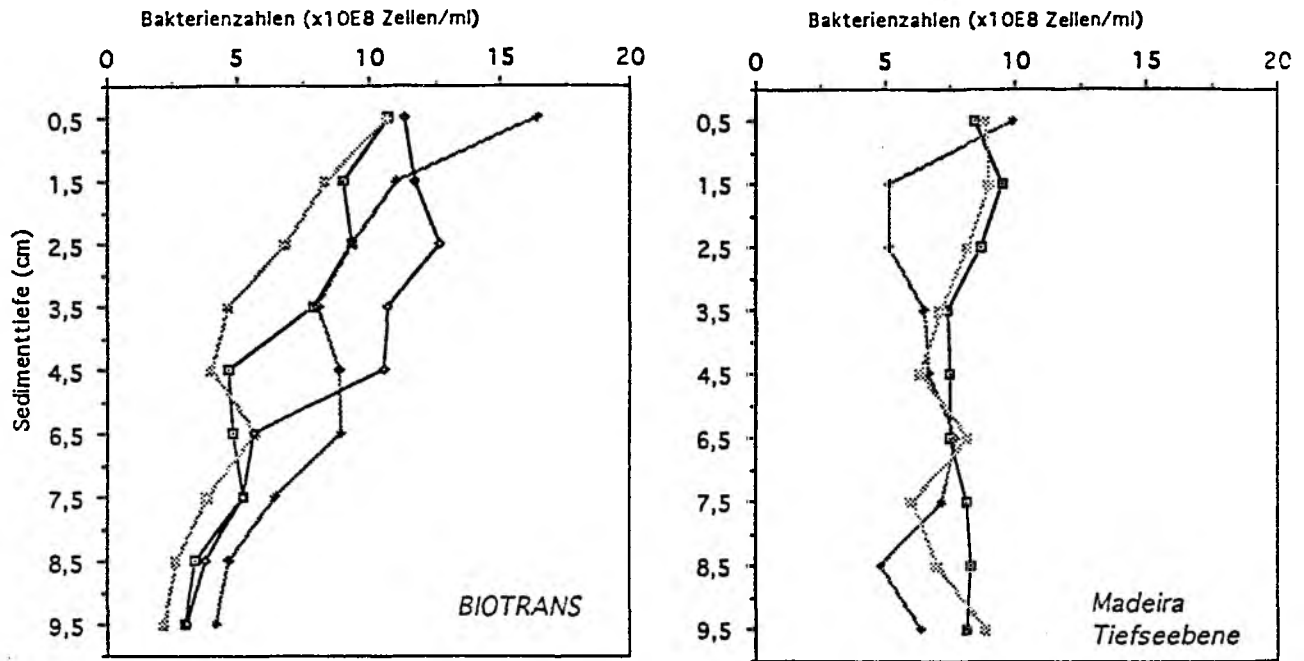


Abbildung 60: Bakterienzahlen im Sediment in zwei verschiedenen geographischen Regionen: BIOTRANS-Station 47°N/20°W (4 Sedimentkerne), Madeira-Tiefsee-Ebene 34°N/20°W (3 Sedimentkerne). Die Tiefenprofile wurden aus 1cm-dicken Sedimenthorizonten bis zu 10cm Sedimenttiefe erstellt.

Enzyme reichte im BIOTRANS-Gebiet tiefer in das Sediment hinein als auf der Vergleichsstation bei Madeira, bei der höhere Werte nur bis etwa 5cm Tiefe auftraten. Integriert über die obersten 10cm ergeben sich deutlich unterschiedliche Hydrolyseraten für das BIOTRANS-Gebiet mit $55 \text{ nmol FDA cm}^{-3} \text{ h}^{-1}$ und für die Madeira-Tiefsee-Ebene mit $24 - 32 \text{ nmol FDA cm}^{-3} \text{ h}^{-1}$.

Die Aufnahmeraten von ^3H -Leucin, die durch lineare Regression der Zeitreihen berechnet wurden, waren für beide untersuchten Sedimenttiefen im BIOTRANS-Gebiet höher als in der Madeira-Tiefsee-Ebene (Tab. 8). Allerdings haben diese Werte hohe Varianzen, die wahrscheinlich durch methodische Schwierigkeiten (das Auswaschen überschüssigen Leucins aus dem Sediment) bedingt sind. Das Ergebnis wurde durch die Aufnahmeraten von ^{14}C -Aminosäuren bestätigt, die ebenfalls im BIOTRANS-Gebiet deutlich höher waren (Tab. 8). Ein relativ hoher Anteil von 62% bis 74% der insgesamt aufgenommenen Aminosäuren wurde durch die Sedimentbakterien veratmet, so daß <38% der Aminosäuren für die Biomasseproduktion genutzt wurden. Auch bei Inkubation unter Normaldruck von 1atm wurden ähnlich hohe prozentuale Respirationsanteile gefunden.

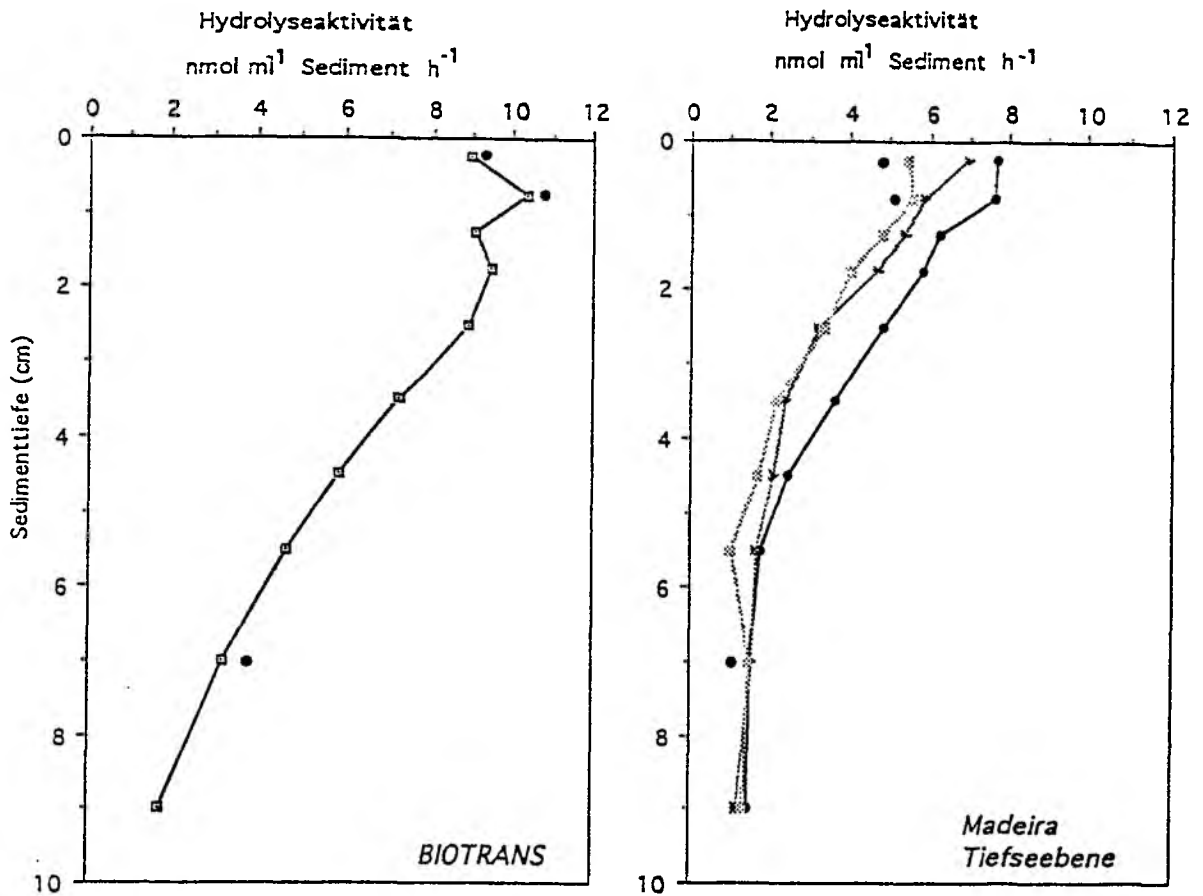


Abbildung 61: Enzymatische Hydrolyseaktivität gemessen durch die Spaltung der Esterbindung von Fluoresceindiacetat (FDA) in den obersten 10cm des Sediments im BIOTRANS-Gebiet (1 Sedimentkern) und in der Madeira-Tiefsee-Ebene (3 Sedimentkerne). Die Enzymaktivität wurde bei 1atm bestimmt, • zeigt die Aktivität im Parallelversuch bei 450atm (BIOTRANS) bzw. 510atm (Madeira-Becken, für den Kern, der durch das Quadrat dargestellt ist).

Tabelle 8: Aufnahme-Raten als prozentualer Anteil der insgesamt zugesetzten Substratmenge (% Tag⁻¹) von ³H-Leucin und ¹⁴C-Aminosäuren-Mischung berechnet mittels linearer Regression aus den Zeitreihen; in Klammern sind die Regressionskoeffizienten (r²) und die Anzahl der Proben angegeben. Der Anteil der ¹⁴C-Aminosäuren, der zu ¹⁴CO₂ veratmet wurde, ist als Prozent der insgesamt aufgenommenen Aminosäuren (inkorporiert und veratmet) angegeben; sd = standard deviation; k.D. = keine Daten.

		LEUCIN	AMINOSÄURE-MISCHUNG	
		Aufnahme-Rate (% Tag ⁻¹)	Aufnahme-Rate (% Tag ⁻¹)	Respiration (%)
Madeira-Tiefsee-Ebene				
0-1 cm				
	500 atm, 2°C	108 (0.776 / 17)	171 (0.900 / 30)	70.6 sd +/- 3.5
	1 atm, 2°C	59 (0.563 / 7)	138 (0.976 / 30)	71.2 sd +/- 2.1
6-7 cm				
	500 atm, 2°C	15 (0.197 / 25)	133 (0.702 / 24)	62.1 sd +/- 8.1
	1 atm, 2°C	27 (0.363 / 28)	96 (0.702 / 30)	66.0 sd +/- 4.5
BIOTRANS-Station				
0-1 cm				
	450 atm, 2°C	153 (0.717 / 25)	248 (0.970 / 30)	73.9 sd +/- 2.2
	1 atm, 2°C	114 (0.736 / 11)	184 (0.956 / 30)	78.8 sd +/- 4.5
6-7 cm				
	450 atm, 2°C	206 (0.663 / 19)	241 (0.901 / 30)	72.2 sd +/- 4.5
	1 atm, 2°C	n.d.	180 (0.897 / 30)	72.8 sd +/- 4.0

Der mikrobielle Abbau der ¹⁴C-markierten Algenzellen zu ¹⁴CO₂ (Abb. 62) zeigt einen schon bekannten Verlauf von rascher Remineralisation während der anfänglichen Inkubationszeit gefolgt von sehr langsamem Abbau während der restlichen Inkubation bis zu maximal 700h. Dies beruht wahrscheinlich auf der mikrobiellen Nutzung unterschiedlich schwer abbaubarer Substanzen. Unter *in situ* Druck wurde stets mehr Material abgebaut als bei 1atm (Tab. 9). Im BIOTRANS-Gebiet wurden höhere Abbaugeschwindigkeiten und,

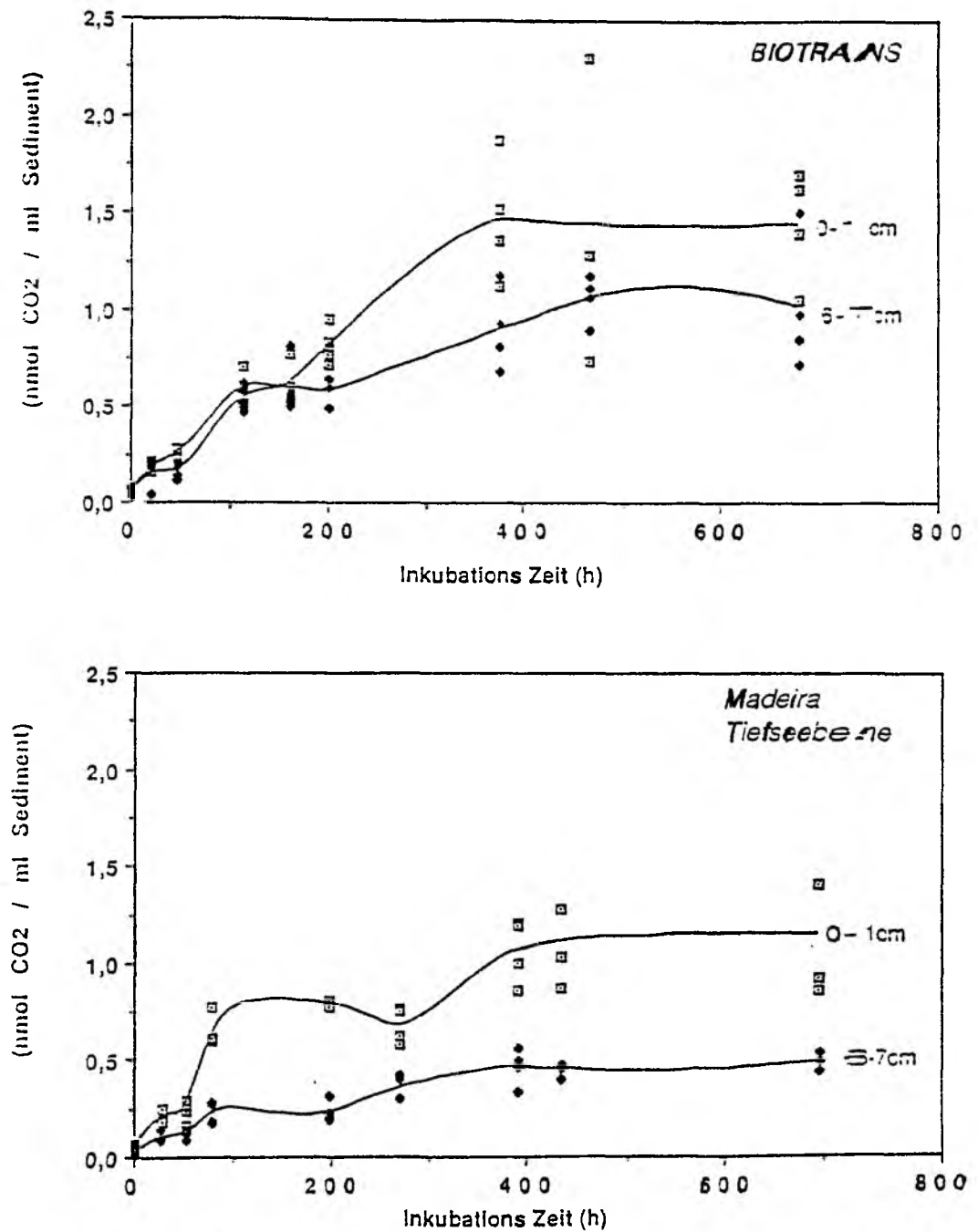


Abbildung 62: Abbau von ^{14}C -markierten Algen zu $^{14}\text{CO}_2$ im Oberflächensediment (0 - 1cm) und in einem tieferen Sedimenthorizont (6 - 7cm) unter simuliertem in situ Druck und Temperatur. Die Linie stellt die Mittelwerte der Einzelmessungen dar.

Tabelle 9: Abbau von organischem Material in Tiefseesedimenten auf der BIOTRANS-Station und in der Madeira-Tiefsee-Ebene unter verschiedenen Inkubationsbedingungen. Die prozentualen Anteile des zugesetzten organischen Materials, die pro Tag als CO₂ freigesetzt wurden, sind angegeben, sowie der insgesamt nach 30 Tagen freigesetzte Prozentsatz an CO₂. Die Abbauraten wurden als lineare Regression der anfänglichen raschen Abbauphase während der ersten 400 Stunden Inkubationszeit berechnet; die Zahlen in Klammern geben die Korrelationskoeffizienten (r²) an. Nach dieser ersten Phase verlangsamte sich der Abbau stark. Zum Vergleich sind die Abbauraten, die an natürlichem und künstlichem Detritus auf der BIOTRANS-Station in früheren Untersuchungen bestimmt wurden, angegeben.

Inkubationsbedingungen	freigesetztes CO ₂ % pro Tag	freigesetztes CO ₂ insgesamt % nach 30 Tagen
¹⁴C-markierte Blaualgen		
BIOTRANS-Gebiet 47°N		
0 - 1cm Sediment-Schicht:		
450 atm, 2°C	2.3 (0.927)	38
1 atm, 2°C	1.4 (0.925)	16
6 - 7cm Sediment-Schicht:		
450 atm, 2°C	1.4 (0.812)	28
1 atm, 2°C	1.2 (0.814)	18
Madeira-Tiefsee-Ebene 34°N		
0 - 1cm Sediment-Schicht:		
500 atm, 2°C	1.5 (0.795)	30
1 atm, 2°C	1.4 (0.953)	26
6 - 7cm Sediment-Schicht:		
500 atm, 2°C	0.6 (0.839)	13
1 atm, 2°C	0.3 (0.661)	8
Natürlicher Phytodetritus (aus LOCHTE & TURLEY 1988)		
Sediment-Oberfläche:		
450 atm, 2°C	1.8	
1 atm, 15°C	2.9	
Künstlicher Detritus (aus TURLEY & LOCHTE 1990)		
		(nach 23 Tagen)
450 atm, 2°C	1.2	28
1 atm, 2°C	0.7	16

bis auf eine Ausnahme, ein insgesamt stärkerer Abbau festgestellt als in der Madeira-Tiefsee-Ebene.

Zusammenfassend können wir feststellen, daß alle Aktivitätsparameter für die südliche Station niedrigere Werte aufwiesen als für die BIOTRANS-Station. Im Gegensatz dazu waren die Bakterienzahlen etwa gleich hoch, obwohl sich ihre Tiefenprofile unterschieden. Eine allmähliche Abnahme der Bakterienzahlen mit der Sedimenttiefe kann nur durch verstärktes Wachstum in den obersten Sedimenthorizonten hervorgerufen werden, während unveränderte Abundanz in allen Horizonten auf geringes Wachstum oder starke Bioturbation hindeuten. Bioturbation konnte allerdings anhand der FDA-Profile nur für die obersten 2 Zentimeter im BIOTRANS-Gebiet festgestellt werden, aber nicht für die südliche Vergleichsstation. Wir schließen daher auf sehr geringe Wachstumsraten in der Madeira-Tiefsee-Ebene.

Im BIOTRANS-Gebiet wurden im Gefolge der Frühjahrsblüte maximale Sedimentationsraten in 3000 bis 4000m Tiefe von $7 - 10 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (LAMPITT & NEWTON, zitiert von LOCHTE et al. 1993) festgestellt; in der Madeira-Tiefsee-Ebene traten maximale Sedimentationsraten von $2,0 - 2,4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (LAMPITT 1992) auf. Im Jahresmittel wurden dagegen keine großen Unterschiede von HONJO & MAGANINI (1993) für den Gesamtfluß (27 und $22 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) beziehungsweise den Kohlenstofffluß ($1,00$ und $0,86 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) für jeweils die nördliche und südliche Station festgestellt.

Wie die Untersuchungen zum Abbau von natürlichem Phytodetritus (LOCHTE & TURLEY 1988), von künstlichem Detritus (TURLEY & LOCHTE 1990) und zur Remineralisierung von Blaualgenzellen (LOCHTE 1992) zeigten, ist die Qualität (Frische) des sedimentierenden Materials und damit die Sedimentationsgeschwindigkeit von ausschlaggebender Bedeutung für dessen Abbau. Rasch sedimentierender Detritus mit einem noch relativ hohen Anteil leicht abbaubarer Substanzen führen zu einer verstärkten Biomasseproduktion, während schwer abbaubare Substrate weitgehend veratmet werden (TURLEY & LOCHTE 1990). Rasche Sedimentationsereignisse auf der BIOTRANS-Station sind daher vermutlich die Ursache der hier beobachteten saisonalen Zunahme der bakteriellen Biomasse (THIEL et al. 1988/89; LOCHTE 1992; LOCHTE & PFANNKUCHE 1993). Für die Madeira-Tiefsee-Ebene liegen im Gegensatz dazu nur wenige Beobachtungen über die Art der Sedimentation, die Sedimentationsraten und die Abbildung dieser Sedimentation auf dem Meeresboden vor. Unsere hier dargestellten Beobachtungen der niedrigen mikrobiellen Aktivität in der Madeira-Tiefsee-Ebene sind daher ein indirekter Hinweis auf geringe Zufuhr von frischem organischen Material, selbst wenn die sedimentierende Gesamtmenge ähnlich sein sollte. Die unterschiedlich hohen maximalen Sedimentationsraten in beiden Gebieten unterstützen diese Feststellung.

Zusammenfassung

Zwei Gebiete verschiedener geographischer Breite (Madeira-Tiefsee-Ebene 34°N und BIOTRANS-Gebiet 47°N), die sich in der Produktivität ihrer Oberflächengewässer unterscheiden, wurden in Bezug auf die mikrobielle Aktivität im Sediment untersucht. Enzymatische Hydrolyseraten, Aufnahmeraten für radioaktiv-markierte Substanzen und Remineralisierung von radioaktiv-markierten Blaualgenzellen waren in den obersten 10cm des Sedimentes im BIOTRANS-Gebiet stets höher als in der Madeira-Tiefsee-Ebene. Im Gegensatz dazu waren die Bakterienzahlen integriert über die obersten 10cm in beiden Gebieten gleich hoch, obwohl sich ihre Tiefenprofile von einander unterscheiden. Im nördlichen Gebiet zeigte sich eine Abnahme der Zellzahlen mit der Sedimenttiefe, während sie sich im südlichen Vergleichsgebiet nicht mit der Tiefe änderten. Wir führen dies auf sehr geringe Wachstumsraten im Sediment der Madeira-Tiefsee-Ebene zurück, wodurch die Ausprägung eines Gradienten unterbleibt. Dies wird gestützt durch die geringen mikrobiellen Aktivitäten, die auf dieser Station gefunden wurden im Vergleich zum BIOTRANS-Gebiet. Die Unterschiede in der mikrobiellen Aktivität sind ein indirekter Hinweis auf die Qualität und Quantität der Sedimentation organischen Materials in den beiden Vergleichsgebieten.

7.2.3 Saisonale Unterschiede in der mikrobiellen Abundanz und Aktivität im BIOTRANS-Gebiet (47°N/19°W)

Im Jahr 1992 fanden zwei längere METEOR-Expeditionen (M21/1 im März/April und M21/6 im Juli/August) statt, deren Ziel die Untersuchung saisonaler Veränderungen mikrobieller Abundanz und Aktivität am Meeresboden, hervorgerufen durch Sedimentation von Phytodetritus, war. Das Probenmaterial wurde fast ausschließlich an der BIOTRANS-Dauerstation genommen.

Bereits im März 1992 wurden Ablagerungen am Meeresboden des BIOTRANS-Gebietes in Form kleiner (1 - 2mm) grüner Aggregate entdeckt, die möglicherweise auf den frischen Eintrag von Planktonmaterial zurückzuführen sind. Die an der Fahrt beteiligten Planktologen berichteten, daß zu diesem unerwartet frühen Zeitpunkt bereits eine Stabilisierung der oberen Wassersäule, Phytoplanktonentwicklung und lokal eine Verknappung von Nährstoffen (Stickstoffsalzen) festzustellen war (KOEVE und PODEWSKI, pers. Mitteilung), so daß die Sedimentationsspuren im März auf eine bereits eingesetzte Frühjahrsblüte hindeuteten. Im Juli/August 1992 bedeckte dagegen ein 1cm dicker, weiß-grünlicher Belag sämtliche Multicorer-Kerne. Eine "Fluff"-Bedeckung wie bei THIEL et al. (1988/89) berichtet, konnte jedoch nicht nachgewiesen werden. Es ist deshalb anzunehmen, daß die beiden Untersuchungszeiträume weder das Winter-Minimum noch das Sommer-Maximum an POC-Depositi-

on wirklich erfaßt haben und daß die folgenden Datensätze nicht die volle Amplitude der mikrobiologischen Parameter wiedergeben.

Mikrobielle Abundanz

Im Oberflächenwasser bis 100m Tiefe wurde mit einer Bakterienzahl von $10^5 - 10^6 \text{ ml}^{-1}$ ein für die euphotische Zone typischer hoher Wert gefunden, und erwartungsgemäß fiel die Zellzahl im Mesopelagial mit zunehmender Wassertiefe asymptotisch ab (Tab. 10). Im August lag die Bakterienzahl in 100m Tiefe etwa doppelt so hoch wie im März, was als Vermehrung in Folge der Sommersituation zu werten ist. Die hier gefundenen Werte entsprechen in etwa den Daten von DUCKLOW et al. (1993), die die oberen 200m des BIO-TRANS-Gebiets zur Zeit der Frühjahrsblüte 1989 untersuchten und von einer gleichartigen Erhöhung der Bakterienkonzentration unterhalb von 75m zwischen April und Juli berichten.

Im Sediment lag die Bakteriendichte zwischen 10^9 und 10^{10} cm^{-3} . Die höchste Zellkonzentration befand sich nicht immer auf der Sedimentoberfläche, sondern 1 - 2cm darunter. Vermutlich steht den Organismen im halbflüssigen Oberflächenhorizont (Wassergehalt: 60 - 70 Vol.%) weniger Siedlungsraum zur Verfügung als in den dichtgepackten Schichten darunter. Der Wassergehalt des Sedimentes nahm mit der Tiefe sehr schnell ab (z.B. 57% in 3cm), so daß der Vertikalgradient viel ausgeprägter wäre, wenn nicht auf Volumen sondern auf Trockengewicht bezogen würde.

Das Vertikalprofil der Bakterienzahl ist auch in tieferen Sedimentschichten nicht homogen strukturiert. Vielmehr ist das Auftreten schwach ausgeprägter Maxima in mittleren Horizonten die Regel, welche möglicherweise durch Bioturbation entstanden sind. Direkte Bioturbationsspuren konnten in unserem Probenmaterial allerdings nicht festgestellt werden.

Die hier verwandte Methode der Direktzählung von Bakterienzellen ist mit einigen Fehlerquellen behaftet. So unterliegt die Entscheidung, ob ein angefärbter Partikel in der mikroskopischen Betrachtung als Bakterienzelle anzusprechen ist, der subjektiven Entscheidung des Betrachters. Um diesen Fehler möglichst gering zu halten, wurden alle vergleichenden Zählungen von einer Person durchgeführt. Darüber hinaus kann die Methode nicht den physiologischen Zustand der Zelle berücksichtigen. Es ist aber zu erwarten, daß in Tiefseesedimenten ein besonders hoher Anteil nicht-aktiver Organismen in einem Dormanz-Zustand verweilt. Z.B. ist es nicht anders zu erklären, daß von PARKES et al. (1990) Zellkonzentrationen von über 10^8 cm^{-3} noch in 80m Sedimenttiefe gefunden wurden, wo mit einer extrem schlechten Versorgung der Organismen mit abbaubarem Material zu rechnen ist.

Tabelle 10: Mikrobielle Abundanz in der Wassersäule (n = 1) des BIOTRANS-Gebietes (47°N/19°W, 4550m tief) zu unterschiedlichen Zeiten

Wassertiefe (m) über Grund (üG)	Bakterienzahl im April 1992 (104 x Zellen / ml)	Bakterienzahl im Aug. 1992 (104 x Zellen / ml)
10m	30,71	59,73
45m		25,99
100m	5,314	4,530
500m	1,406	1,597
1000m	0,645	1,273
2000m	0,618	0,802
3000m	0,354	0,448
4100m		0,538
4433m	0,428	0,488
4443m	0,535	0,434

Tabelle 11: Mikrobielle Abundanz im Sediment des BIOTRANS-Gebietes im April (n = 2) und August (n = 3) zu unterschiedlichen Zeiten; +/- Standardabweichung. Das mittlere Zellvolumen wurden an jeweils einem Kern (n = 1) untersucht.

Sediment- tiefe (cm)	Bakterienzahl im April 1992 (10 ⁹ Zellen cm ⁻³)	Mittleres Zellvolumen im April 1992 (µm ³)	bakterielle Bio- masse im April 1992 (mg C cm ⁻³)
0-1	3,55 +/- 1,86	0,0390	0,0147
1-2	5,79 +/- 2,26	0,0365	0,0224
2-3	4,41 +/- 0,79	0,0500	0,0219
3-4	4,83 +/- 1,87	0,0382	0,0196
4-5	2,46 +/- 1,90	0,0479	0,0125
5-6	4,43 +/- 3,59	0,0342	0,0160
6-7	3,75 +/- 2,89	0,0304	0,0121
7-8	4,43 +/- 2,73	0,0247	0,0116
8-9	5,19 +/- 3,29	0,0308	0,0169
9-10	3,41 +/- 1,36	0,0386	0,0139
0-10	419,52 x 10 ¹² Zellen m ⁻²		1,62g C m ⁻²
Sediment- tiefe (cm)	Bakterienzahl im Aug. 1992 (10 ⁹ Zellen cm ⁻³)	Mittleres Zellvolumen im Aug. 1992 (µm ³)	bakterielle Bio- masse im Aug. 1992 (mg C cm ⁻³)
0-1	5,62 +/- 3,29	0,0375	0,0223
1-2	8,57 +/- 4,43	0,0420	0,0382
2-3	6,85 +/- 5,21	0,0325	0,0236
3-4	7,87 +/- 4,73	0,0349	0,0291
4-5	8,98 +/- 5,53	0,0287	0,0273
5-6	3,01 +/- 1,96	0,0319	0,0102
6-7	3,87 +/- 2,85	0,0282	0,0116
7-8	4,49 +/- 2,77	0,0400	0,0190
8-9	3,03 +/- 1,95	0,0345	0,0111
9-10	1,93 +/- 0,72	0,0193	0,0039
0-10	542,17 x 10 ¹² Zellen m ⁻²		1,96g C m ⁻²

Wie schon LOCHTE & RHEINHEIMER (1990) zeigten, war das mittlere Zellvolumen der Bakterien im Sediment mit $0,03 - 0,05 \mu\text{m}^3$ sehr klein und kann vielleicht als morphologische Anpassung an die Nahrungsarmut in der Tiefsee gesehen werden (NOVITSKY & MORITA 1977; SEMENOV 1991). Die Zellgröße veränderte sich auch zwischen den Jahreszeiten nicht merklich (Tab. 11), wohl aber die Zellzahl und die bakterielle Biomasse, die sich im August in den obersten 5cm signifikant erhöhte (Abb. 63). Über die oberen 10cm Sediment integriert ergab sich eine sommerliche Erhöhung um das

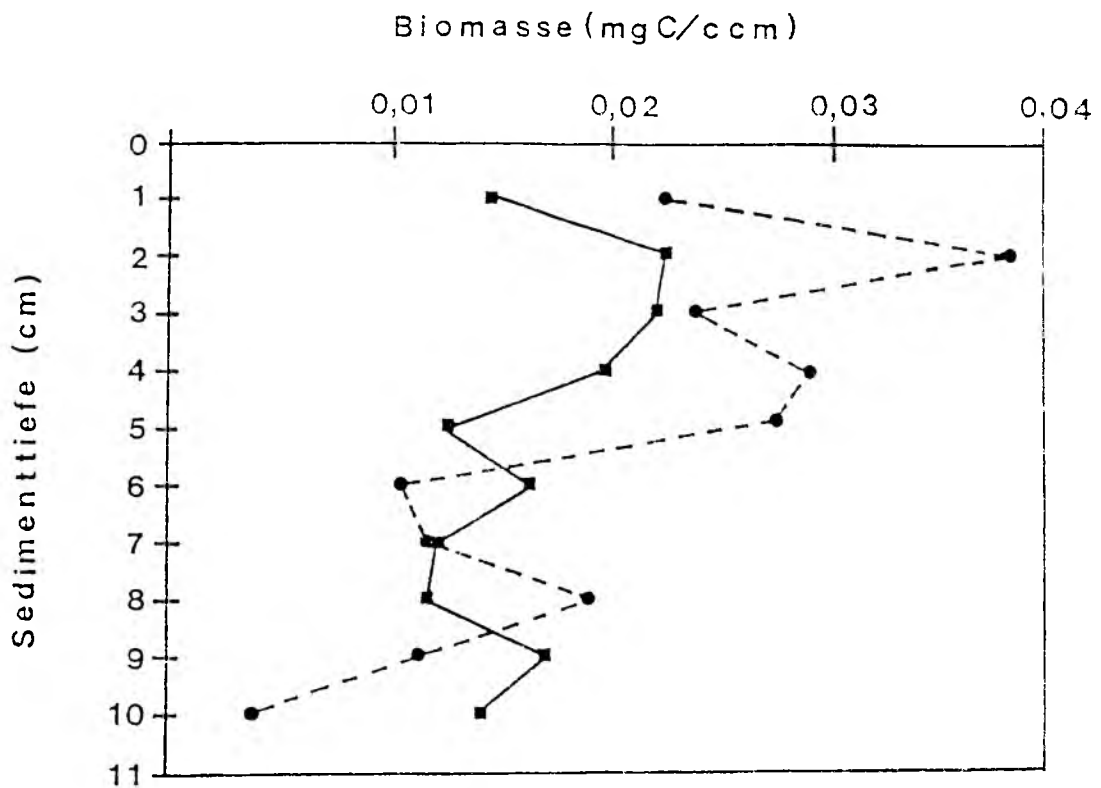


Abbildung 63: Bakterielle Biomasse im Sediment des BIOTRANS-Gebiets im März 1992 (durchgezogene Linie) und August 1992 (gestrichelte Linie)

1,21 - 1,29-fache gegenüber den Märzwerten, und eine Verdopplung wie beim Vergleich von Probenmaterial aus dem BIOTRANS-Gebiet vom Mai 1985 und Juli 1988 (LOCHTE 1992) wurde nicht beobachtet.

Charakterisierung und Lokalisierung der mikrobiellen Abbauprozesse

Extrazelluläre Enzyme spalten hochmolekulare organische Substanz in mikrobiell aufnehmbare Einzelmoleküle. Der Abbau von POM mit Hilfe solcher extrazellulären Enzyme hat in aquatischen Systemen große ökologische Bedeutung (HOPPE 1991; CHROST 1991). Um eine Vorstellung von der Art der in der Tiefsee wichtigen hydrolytischen Abbauvorgänge zu bekommen, wurden Enzymassays mit einer Reihe ausgewählter Modellsubstrate durchgeführt. Es handelte sich um die Bestimmung von Stoffwechselfentialen, da in der Regel mit Substratsättigungskonzentrationen gearbeitet wurde, und nicht um die Messung von aktuellen Hydrolyseraten der in niedrigen Konzentrationen vorliegenden natürlichen Substrate.

Die untersuchten Abbaupotentiale variierten z.T. erheblich (Abb. 64). Die höchsten gemessenen Aktivitäten unterschieden sich jeweils in etwa einer Größenordnung. Es dominierte die Hydrolyse rate der Peptidase ($34 \text{ nmol cm}^{-3} \text{ h}^{-1}$), gefolgt von Esterase ($14 \text{ nmol cm}^{-3} \text{ h}^{-1}$), Chitinase ($0,5 \text{ nmol cm}^{-3} \text{ h}^{-1}$) und β -Glucosidase ($0,12 \text{ nmol cm}^{-3} \text{ h}^{-1}$). Die Aktivitäten von Fucosidase und α -Glucosidase lagen bei $0,02 \text{ nmol cm}^{-3} \text{ h}^{-1}$ und somit unterhalb der Meßbarkeitsgrenze. Das Aktivitätspotential im 0 - 1cm Horizont reicht somit, um 330 mg Protein-C , $3,6 \text{ mg Chitin-C}$ bzw. $1,1 \text{ mg Cellulose-C m}^{-2}$ täglich für den weiteren biologischen Abbau zu mobilisieren. Dieses Hydrolysepotential übersteigt die Menge tatsächlich anfallenden Materials von $4 - 9 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (PFANNKUCHE 1993) um ein Vielfaches.

Es existieren nur wenige vergleichbare Studien mit mehreren verschiedenen Substraten. BOETIUS (1993) fand in Tiefseesedimenten im obersten Horizont dieselbe Reihenfolge, Abstufung und ähnliche Absolutwerte, während KING (1986) in Flachwasser-Sedimenten arbeitete und - bei etwa 1000x höheren Absolutwerten - für Chitinase und β -Glucosidase ebenfalls einen Unterschied von einer Größenordnung feststellte. Auch in Wasserproben ist eine Dominanz der Peptidase über Chitinase und Glucosidase typisch (HOPPE 1983; GIESENHAGEN pers. Mitteilung), die Aktivitätspotentiale liegen allerdings nicht so weit auseinander. Es liegt die Vermutung nahe, daß die Aktivitätspotentiale von der unterschiedlichen biologischen Verfügbarkeit der betreffenden Substrate beeinflusst werden. So liegt z.B. die geringere relative Bedeutung der α -Glucosidase in Sedimentproben vermutlich daran, daß Stärke (das Substrat der α -Glucosidase) in der photosynthetisch aktiven Zone gebildet, dort aber aufgrund ihrer guten biologischen Abbaubarkeit rasch aufgebraucht wird und deshalb im Sediment kaum vor

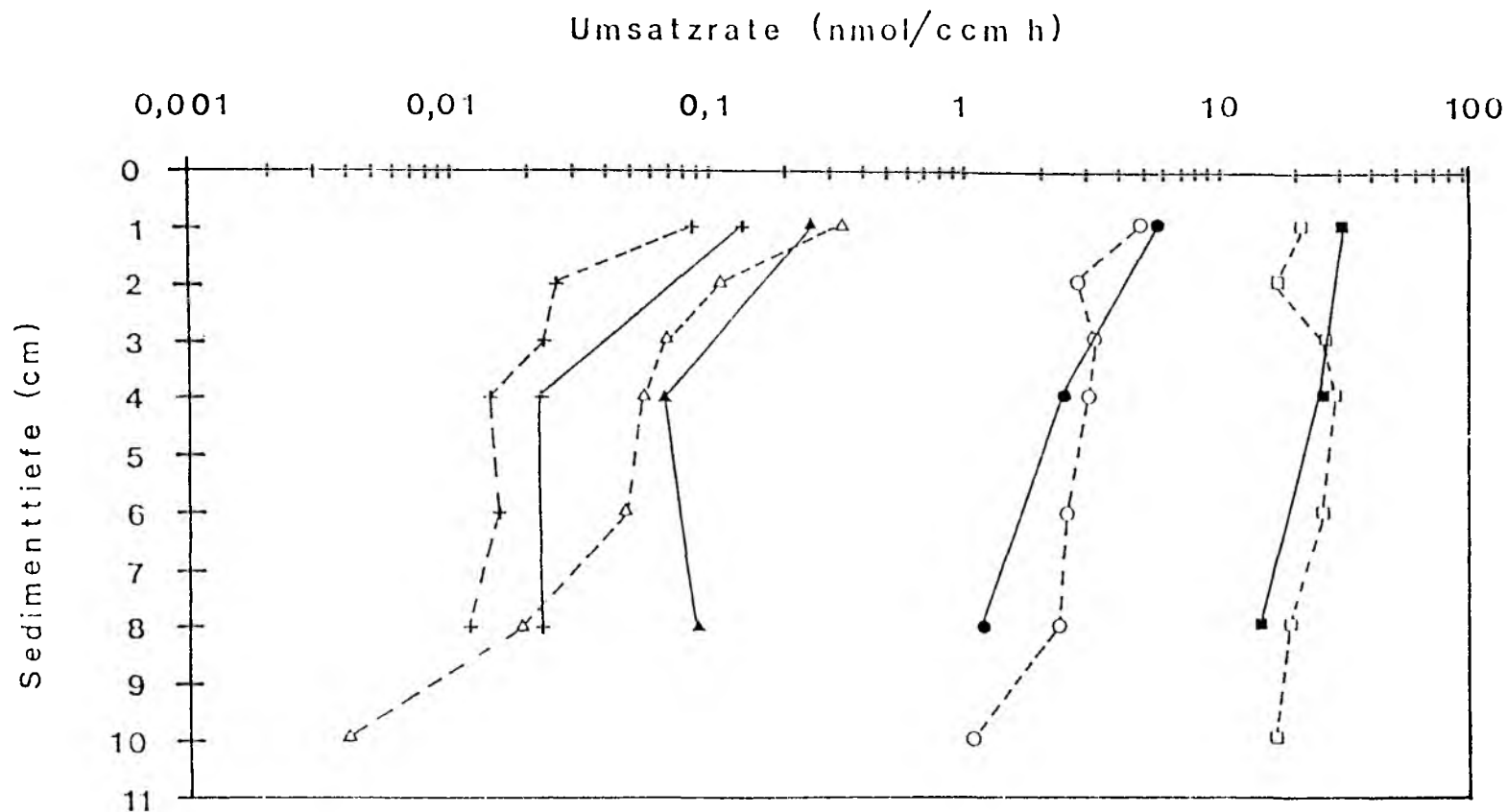


Abb. 64: Extrazelluläre Enzymaktivitäten (Potential) im Sediment des BIOTRANS-Gebiets zu unterschiedlichen Jahreszeiten bei 1atm Inkubationsdruck; verwendet wurden Modellsubstrate für Peptidase- (■—■), Esterase- (o—o), Chitinase- (▲—▲) und β-Glucosidase-Aktivität (+—+). Die Proben wurden im März 1992 (durchgezogene Linie) bzw. im August 1992 (gestrichelte Linie) genommen.

kaum vorkommt. Cellulose (das Substrat der α -Glucosidase) und Chitin sind viel schwerer angreifbar, überdauern die Sedimentation zum Meeresboden besser und repräsentieren einen Großteil des benthischen POMs. Im Falle der Peptidase könnte die in allen marinen Proben vorgefundene hohe Aktivität allerdings auch darin begründet sein, daß eine N-Limitierung die Regel ist und deshalb N-mobilisierende Enzyme konstitutiv (unabhängig vom Vorhandensein des betreffenden Substrates) gebildet werden.

Die Aktivitäten nahmen in der Regel mit zunehmender Sedimenttiefe ab und spiegeln die erwartete Vertikalverteilung organischen Materials mit einem Akkumulationsmaximum an der Sedimentoberfläche wider. Wiederum könnte die unterschiedliche biologische Abbaubarkeit der betreffenden Substrate zum jeweiligen Vertikalprofil geführt haben, denn die Aktivitäten mit niedrigen Absolutwerten (Glucosidase, Chitinase) zeigten auch einen besonders steilen Tiefengradienten.

Eine saisonale Stimulation der Abbauaktivitäten wurde nicht beobachtet. Da hier allerdings nur Abbaupotentiale gemessen wurden, ist es möglich, daß sich die aktuellen Abbauraten sehr wohl erhöht haben. Z.B. würde sich eine Erhöhung um 20 - 80% wie bei der Biomasse (Tab. 11) oder der Respiration (Abb. 65) sich nicht unbedingt in einer größeren maximalen Hydrolyserate widerspiegeln. Sicher wäre es interessant, in zukünftigen Untersuchungen derartige aktuelle Aktivitätsraten zu bestimmen; doch in der vorliegenden Studie mußte wegen des unverhältnismäßig größeren Arbeitsaufwandes darauf verzichtet werden.

Simulation des mikrobiellen Abbaus von Phytodetritus

Wie die Befunde von THIEL et al. (1988/89) zeigten, ist Phytodetritus in der Tiefsee des gemäßigten NO-Atlantik die bedeutendste Kohlenstoffquelle. Die Veratmung derartigen Materials wurde in Inkubationsexperimenten simuliert, indem Sedimentproben mit ^{14}C -markierten Blaualgen (*Anacystis* sp.) versetzt und die Freisetzung von markiertem CO_2 gemessen wurde. Es konnte hierbei ein schneller Abbau (v^1) am Anfang der Inkubation und ein langsamer Abbau (v^2) am Ende der Inkubation festgestellt werden (Abb. 65). Dieses Phänomen beruht vermutlich auf der anfänglichen Veratmung leicht metabolisierbarer Algenbestandteile, während später die schwer abbaubaren Komponenten (z.B. Makromoleküle) angegriffen werden. Ähnliche Beobachtungen wurden schon von LOCHTE (1992) beschrieben. Da natürlicher Phytodetritus vermutlich während der Sedimentation von der oberen Wasserschicht auf den Meeresboden seine leicht abbaubaren Verbindungen durch mikrobiellen Abbau verliert, kommt in der Tiefsee hauptsächlich dem Abbau der verbleibenden schwer angreifbaren Algeninhaltsstoffe eine ökologische Relevanz zu. Bei den vergleichenden Untersuchun

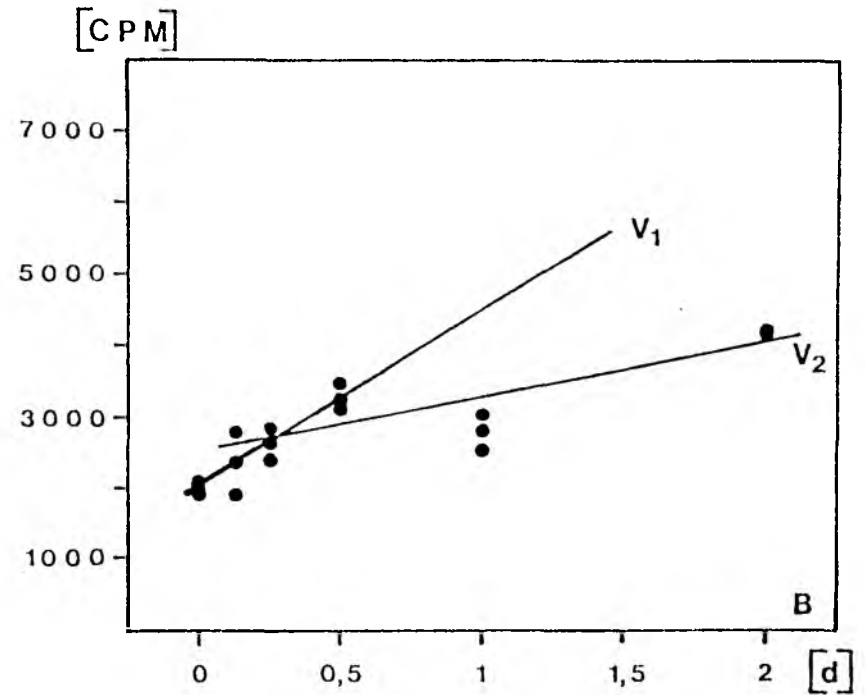
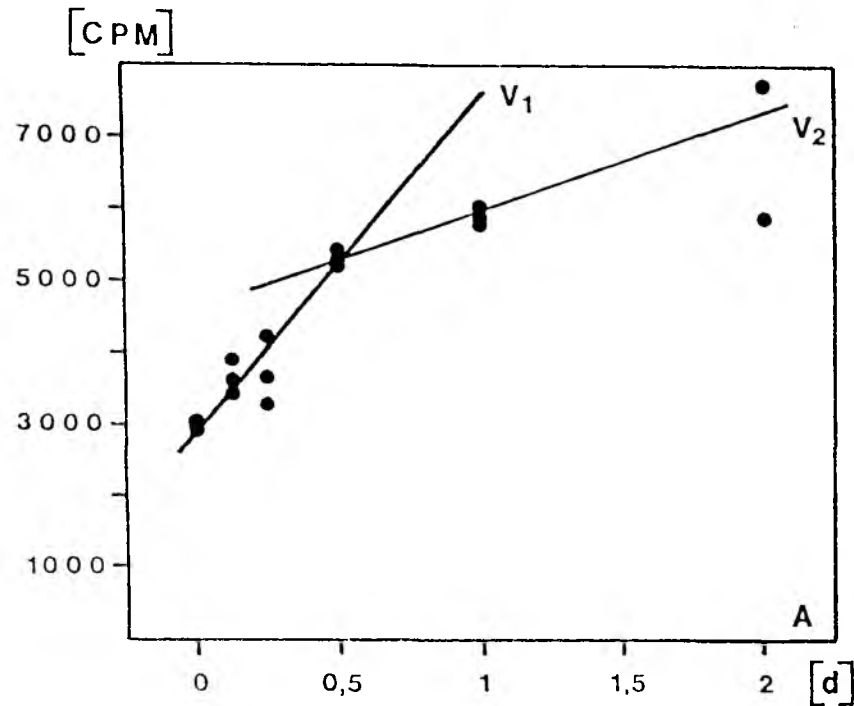


Abb. 65: Freisetzung von $^{14}\text{CO}_2$, das aus der Veratmung von radioaktiv-markiertem Blaualgenmaterial durch Bakterien aus den Sedimenthorizonten 0-1cm (A) bzw. 4-5cm (B) des BIOTRANS-Gebiets vom März 1992 stammt. Eine schnelle anfängliche Abbauphase (0-12h, v_1) und eine langsamere spätere (12-48h, v_2) wurden von einander unterschieden. Inkubationsdruck: 1atm.

gen galt das Hauptinteresse deshalb dieser langsamen Abbauphase, so daß in den folgenden Betrachtungen nur v^2 berücksichtigt wurde.

Eine potentielle Abbauaktivität von Blaualgenmaterial wurde bis in 10cm Sedimenttiefe nachgewiesen. Während im März keine größeren Aktivitätsunterschiede zwischen den getesteten Sedimentschichten auftrat, wurde im August eine deutliche Steigerung im obersten Horizont um Faktor 1,87 vorgefunden (Abb. 66). Dies entspricht der sommerlichen Bakterienzahl-Erhöhung, die ebenfalls in den oberen 5cm auftrat. Durch Interpolation und Integration der 3 untersuchten Horizonte über die obersten 10cm des Sedimentes ergab sich für beide Zeitpunkte eine Veratmung von $1,24 - 1,27 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ Algenmaterial (bei *in situ* Druck gemessen).

Bakterielle Biomasseproduktion

Die Bestimmung der bakteriellen Biomassebildung erfolgte über die Inkorporation von radioaktiv-markiertem Thymidin, welches ein in der aquatischen Ökologie häufig benutzter Parameter für Sekundärproduktion ist.

Im Sediment konnte eine sich deutlich von der des Sediment-Kontakt-Wassers (SKW) unterscheidende Bakteriengemeinschaft festgestellt werden. Die Aufnahmeraten (Tab. 12) waren im Sediment 10 - 30x so hoch wie im SKW, wie bei der erheblichen Differenz an Zelldichte (Faktor 500) zu erwarten war. Bezogen auf die spezifische Aufnahmeleistung zeigte sich allerdings, daß die einzelne Zelle im SKW eine 50-200x höhere mittlere Aktivität aufwies als im Sediment und darüber hinaus eine Bevorzugung niedrigen Umgebungsdruckes vorlag, während im Sediment eine barophile Population siedelte.

Im SKW wurde parallel zur Thymidin-Aufnahme auch die Zunahme an Zellzahl verfolgt, woraus sich ein Umrechnungsfaktor von $1,14 \times 10^{18}$ Zellen mol^{-1} Thymidin bei 1atm bzw. $1,84 \times 10^{18}$ Zellen mol^{-1} Thymidin bei 460atm ergab. Diese Werte liegen in einem mit anderen Untersuchungen aus dem marinen Bereich - z.B. $1,1 \times 10^{18}$ bei marinen Mischkulturen (BJORNSEN & KUPARINEN 1991) oder $2 - 59 \times 10^{18}$ bei Reinkulturen (JEFFERY & PAUL 1988) - vergleichbaren Bereich. Die Biomasse-Produktion wurde unter Verwendung des Umrechnungsfaktors von $20 \mu\text{g C pro Zelle}$, wie er in der JGOFS-Studie angenommen wird (JGOFS 1990), auf die Einheit Kohlenstoff umgerechnet, und aus den 2 vermessenen Horizonten wurde durch Interpolation auf die übrigen Horizonte bis in 10cm Tiefe rückgeschlossen. Daraus errechnete sich eine tägliche bakterielle Sekundärproduktion von $13 \mu\text{g}$ bei 1atm bzw. $47 \mu\text{g C m}^{-2}$ bei 460atm (Tab. 13).

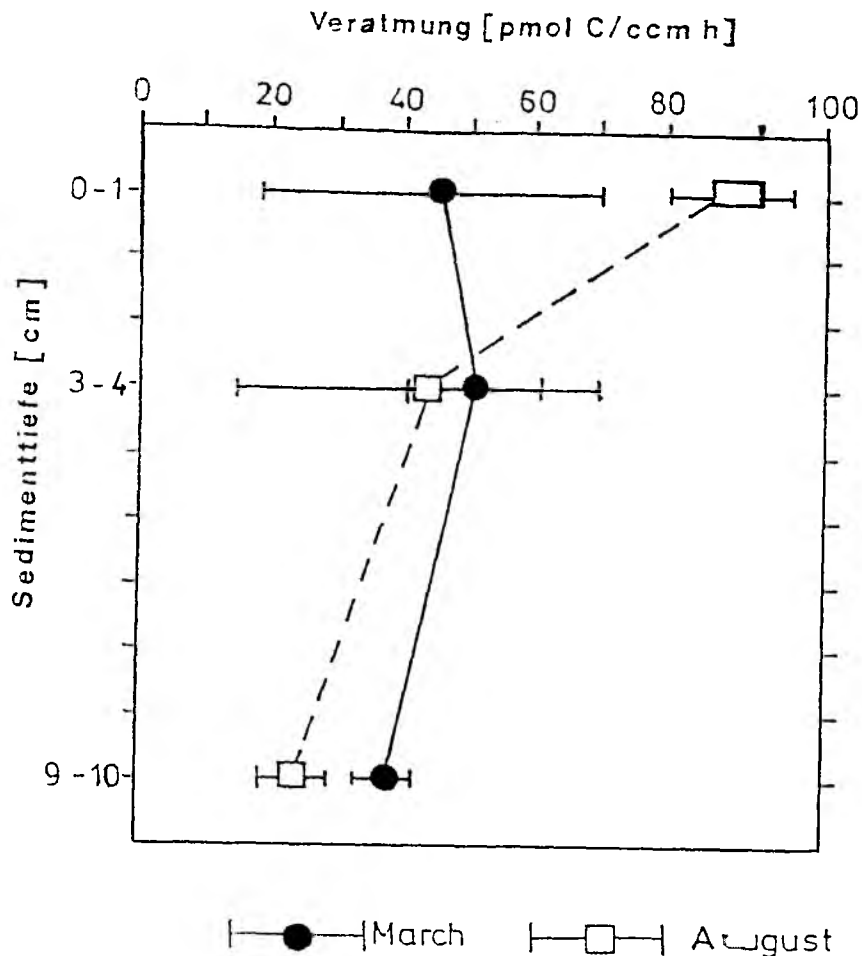


Abbildung 66: Mikrobielle Abbauraten für ^{14}C -markierte Blaualgen im Sediment des BIOTRANS-Gebietes im März 1992 (gestrichelte Linie) bzw. August 1992 (durchgezogene Linie). Die Raten beziehen sich auf Daten während der späteren Versuchsphase zwischen 12-18h. Inkubationsdruck: 460atm.

Anpassung der mikrobiellen Gemeinschaft an erhöhten Umgebungsdruck

Nach DEMING (1986) sind Organismen als barophil anzusprechen, wenn sie unter erhöhtem Umgebungsdruck eine Aktivitätssteigerung zeigen. Um die Barophilie der Mikroorganismen im Sediment des BIOTRANS-Gebietes zu testen, wurden die Experimente zur mikrobiellen Aktivität sowohl unter 1atm als auch unter 460atm (entspricht dem *in situ* Druck) durchgeführt. Veränderungen unterschiedlicher Intensität wurden bei den extrazellulären Enzymaktivitäten (Tab. 14), der Veratmung von Blaualgenmaterial (Tab. 15) und der Thymidinaufnahme (Tab. 12) gefunden.

Tabelle 12: Bakterielle Biomasse-Bildung im Sediment und Sediment-Kontakt-Wasser (SKW) des BIOTRANS-Gebietes im August 1992, abgeschätzt aus der Aufnahme von ^3H -markiertem Thymidin. Es wurde bei 1atm bzw. 460atm über 24h inkubiert.

Probe	Zelldichte	Druck	Thy-Aufnahme (fmol /l h)	spezifische Thy-Aufnahme (fmol 10^{-7} Zellen)
SKW	$8,83 \times 10^4 \text{ ml}^{-1}$	1 atm	27	3,058
		460 atm	20	2,265
Sediment 0-1 cm	$5,75 \times 10^8 \text{ cm}^{-3}$	1 atm	400	0,0696
		460 atm	650	0,113
Sediment 4-5 cm	$4,54 \times 10^8 \text{ cm}^{-3}$	1 atm	250	0,0551
		460 atm	550	0,0121

Tabelle 13: Thymidin-Aufnahme, Zellvermehrung und bakterielle Biomasse-Produktion im Sediment des BIOTRANS-Gebietes im August 1992

	Druck	Sediment 0 - 1cm	Sediment 4 - 5cm
Thy-Aufnahme (fmol $\text{ml}^{-1} \text{ h}^{-1}$)	1 atm	0,4	0,25
	460 atm	0,65	0,55
Vermehrung ^a (Zellen $\text{ml}^{-1} \text{ h}^{-1}$)	1 atm	450	283
	460 atm	1300	1000
Biomasse-Bildung ^b (pg C $\text{m}^{-2} \text{ cm}^{-1} \text{ d}^{-1}$)	1 atm	2,16	1,36
	460 atm	6,24	4,8
Sek.-Produktion ^c (5g C $\text{m}^{-2} 10\text{cm}^{-1} \text{ d}^{-1}$)	1 atm		13,1
	460 atm		47,1

a Unter Annahme der Umrechnungsfaktoren von $1,14 \times 10^{18}$ Zellen mol^{-1} Thymidin (1atm) bzw. $1,84 \times 10^{18}$ Zellen/mol Thymidin (460atm), die experimentell mit Sediment-Kontakt-Wasser ermittelt wurden.

b Unter Annahme eines C-Gehaltes von $20\mu\text{g}/\text{Zelle}$ (JGOFS 1990).

c Errechnet durch Integration von Werten der Biomasse-Bildung für 0 - 10cm Sedimenttiefe, die durch Interpolation aus den experimentell ermittelten Daten für die Horizonte 0 - 1 und

4 -5cm ermittelt wurden.

Tabelle 14: Druckabhängigkeit der extrazellulären Enzymaktivität (Potential) im Sediment des BIOTRANS-Gebietes zu unterschiedlichen Jahreszeiten, angegeben als Quotient aus Aktivität bei 460atm durch Aktivität bei 1atm; n.b. = nicht bestimmt.

März 1992				
Sedimenttiefe (cm)	Peptidase	Esterase	Chitinase	β-Glucosidase
0-1	1,1	1,29	2,12	0,86
3-4	0,79	0,81	1,56	0,96
7-8	n.b.	0,97	1,17	0,78

August 1992				
Sedimenttiefe (cm)	Peptidase	Esterase	Chitinase	β-Glucosidase
0-1	0,89	0,65	0,87	0,72
3-4	0,85	0,8	0,56	0,86
7-8	0,96	0,91	0,53	2,0

Tabelle 15: Mikrobielle Abbauraten (angegeben in $\text{pmol C h}^{-1} \text{ ml}^{-1}$) für ^{14}C -markierte Algen im Sediment des BIOTRANS-Gebietes bei Inkubationsdrücken von 1, 150, 300 und 460atm. Schnelle anfängliche Abbaugeschwindigkeit ($0 - 12\text{h}$, v^1) und langsamere spätere Abbauphase ($12 - 48\text{h}$, v^2) wurden voneinander unterschieden.

Sedimenttiefe (cm)		März 1992			
		1atm	150atm	300atm	460atm
0-1	v^1	64,13	65,63	100,59	78,97
	v^2	4,66	10,60	17,17	17,81
4-5	v^1	243,95	210,21	218,01	137,09
	v^2	34,71	51,29	46,22	61,43
9-10	v^1	37,26	68,31	71,21	79,07
	v^2	36,43	40,16	37,26	39,95

Sedimenttiefe (cm)		August 1992			
		1atm	150atm	300atm	460atm
0-1	v^1	146,54	214,03	210,82	201,50
	v^2	44,40	34,60	94,48	80,13
4-5	v^1	120,98	84,07	59,93	67,15
	v^2	39,40	46,50	73,17	14,90
9-10	v^1	6,93	36,75	10,85	27,11
	v^2	32,54	61,19	39,50	42,63

Die Unterschiede der Umsatzraten extrazellulärer Enzyme bei unterschiedlichen Drücken waren meistens nicht sehr groß, und die verschiedenen Enzyme verhielten sich nicht alle gleichförmig. Im März wurde in der Regel eine Bevorzugung des *in situ* Druckes gefunden, während im August eine Bevorzugung des niedrigen Umgebungsdruckes festgestellt wurde. Bei der Esterase- und Chitinase-Aktivität wurde dieser Effekt besonders deutlich. Möglicherweise sind hierfür oberflächenbürtige Mikroorganismen, die mit dem herabsedimentierten POM zum Meeresboden gelangten und Enzyme anderen Druckoptimums synthetisierten, verantwortlich. Die Verschiebung des Verhältnisses zwischen den Hydrolyseraten bei 1 bzw. 460atm beträgt im Extremfall (Chitinase, 0 - 1cm-Horizont) Faktor 2,4. Da es sich bei den hier geprüften Enzymen um extrazellulär fungierende Proteine handelte, die nur einen Bruchteil der Gesamtphysiologie der Organismen präsentieren, mußte hier mit relativ schwachen Druck-Effekten gerechnet werden. Im Gegensatz dazu sind Atmung und Vermehrung Prozesse, an denen viele enzymatische Vorgänge teilhaben. Erwartungsgemäß haben sich diese Parameter, die Gegenstand der folgenden Versuche waren, stärker von dem jeweiligen Umgebungsdruck beeinflussen lassen.

Bei den Versuchen zum Abbau von Blaualgenmaterial wurden Inkubationen bei 1, 150, 300 und 460atm durchgeführt (Tab. 15). Ähnlich wie bei den extrazellulären Enzymaktivitäten wurde auch hier ein Verhalten im Druckgradienten beobachtet, das wegen der geringen Anzahl an Versuchen keine eindeutigen Schlußfolgerungen zuläßt. Unter besonderer Beachtung des Abbauverhaltens während der späteren Inkubationsperiode von 12 - 48h konnte aber festgestellt werden, daß im allgemeinen bei erhöhtem Druck eine höhere Abbaurate zu verzeichnen war. Das Maximum lag allerdings in einigen Fällen bei mittlerem Druck, obwohl es sehr unwahrscheinlich ist, daß Bakterien aus dem Mesopelagial mit einer derartigen Druckpräferenz am Meeresboden eine Rolle spielen. Vielmehr ist zu vermuten, daß einige streng barophile Organismen die Probenahme nicht überlebt haben und die Barotoleranten den Aktivitätspeak im mittleren Druckbereich erzeugt haben. Im obersten Horizont wurde eine 1,8x (August) bis 3,8x (März) höhere Algenabbauaktivität (v^2) bei 460atm als bei 1atm festgestellt. Dies entspricht in etwa der 3,6x höheren Thymidin-Aufnahmerate bei *in situ* Druck (Tab. 13). Im August verschoben sich die Aktivitätsmaxima in der Regel zu noch geringeren Drücken als im März. Dies stimmt mit der Beobachtung bei den extrazellulären Enzymen überein und ist möglicherweise auf eine stärkere Bedeutung barotoleranter Organismen zurückzuführen, die mit dem Detritus aus dem Oberflächenwasser sedimentierten.

Stickstoff-Metabolismus im Sediment

Es wird angenommen, daß das Nahrungsnetz in der Tiefsee vor allem auf heterotrophem Abbau von organischem Material beruht. Chemolithotrophe Energiegewinnung durch Oxidation von Mineralien oder Methan, die mit autotropher Kohlenstofffixierung gekoppelt ist, spielt nur an speziellen Standorten eine Rolle, wie z.B. in der Umgebung hydrothermalen Quellen, nicht aber in "normalen" Tiefseesedimenten, die oxidiert sind. Frühere Untersuchungen haben Chemolithoautotrophie deshalb nie berücksichtigt, obwohl kaum vorstellbar ist, daß die Organismen angesichts der relativen Nahrungsarmut auf diesen alternativen Weg von Energiegewinnung verzichten. Chemolithotrophie ist theoretisch durch Oxidation von Ammonium-, Nitrit-, Sulfid-, Thiosulfat-, Sulfit und Eisen(II)-Ionen möglich (SCHLEGEL 1981). Da sich die hier betrachteten Vorgänge auf die Metabolisierung des herabsedimentierenden POMS beziehen, befassen sich die folgenden Betrachtungen ausschließlich mit Stickstoff, für den über die vertikale biologische Pumpe derselbe ständige Eintrag aus der oberen Wasserschicht vorliegt wie für Kohlenstoff.

In zwei Inkubationsexperimenten wurde die Veränderung der anorganischen N-Ionen im Porenwasser bis 10cm Sedimenttiefe verfolgt. Deren Anfangskonzentration betrug $2 - 10\mu\text{M}$ für NH_4^+ , $0 - 1\mu\text{M}$ für NO_2^- und $30 - 70\mu\text{M}$ für NO_3^- . Der Ammoniumspiegel stieg anfangs leicht als Folge von Ammonifikation (NH_4^+ -Freisetzung aus Protein) besonders in Inkubationsserien bei 1atm, und die Nitritkonzentration fiel innerhalb von 1,5 Tagen unter die Meßbarkeitsgrenze. Dafür wurde ein starker Anstieg von Nitrat besonders in den oberen Horizonten deutlich (Abb. 67). Über die oberen 10cm Sediment ergab sich eine Nitrifikation gemessen an Nitrat-Zunahme von $2,4 \pm 0,1\text{mg N-Nitrat m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (1atm) bzw. $3,28 \pm 0,03\text{mg N}$ (460atm), mithin eine Steigerung der Nitrifikation um 73% durch *in situ* Druck.

Derartig hohe Nitrifikationsraten sind unrealistisch, denn der tatsächliche N-Eintrag durch herabsinkendes Material beträgt im Jahresmittel nur ca. $380\mu\text{g N d}^{-1} \text{ m}^{-2}$ (HONJO & MAGANINI 1993). Es ist zu vermuten, daß in Folge der Dekompression während der Probennahme Veränderungen des Probenmaterials aufgetreten sind, die eine verstärkte Ammonifizierung bewirkt haben - besonders, wenn im Verlaufe des Experimentes 1atm Umgebungsdruck beibehalten wurde. Durch diesen Umstand wurde hier nur ein Nitrifikationspotential gemessen, das die theoretische *in situ* Nitrifikationsrate um das 6-9fache überschätzt.

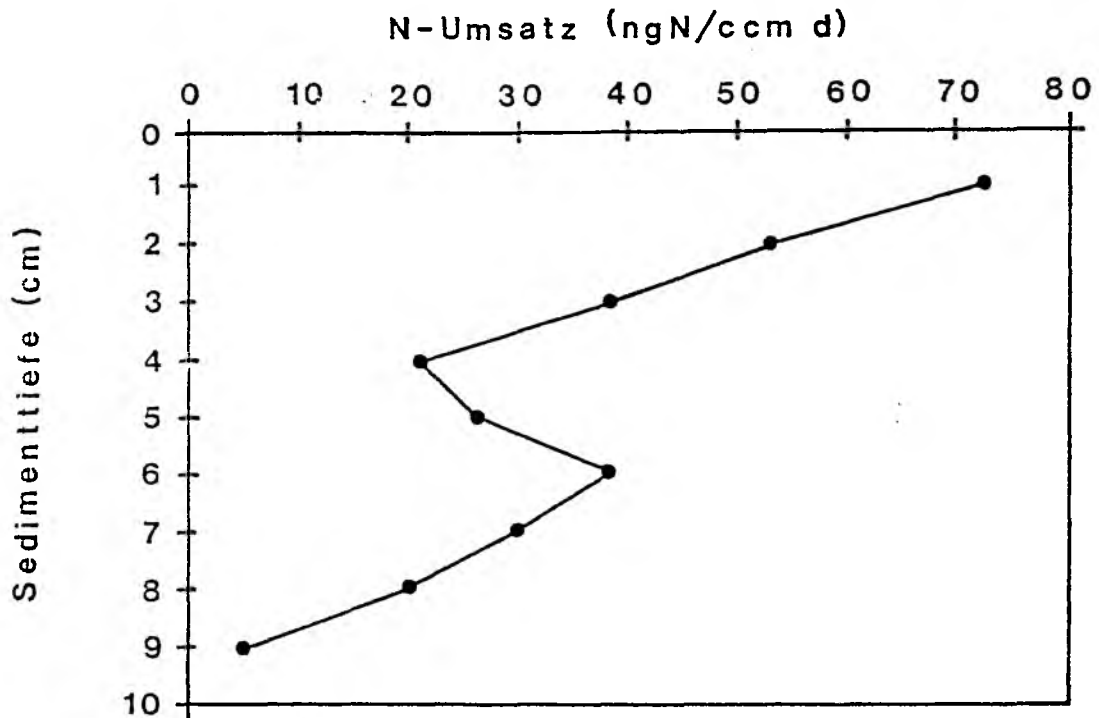


Abbildung 67: Nitrifikation (Potential) im Sediment des BIO-TRANS-Gebiets im August 1992, abgeschätzt aus neu produziertem Nitrat. Inkubation: 7 Tage bei 460atm.

Modellierung der mikrobiellen Stoffflüsse im Sediment

Die vermutlichen Größenordnungen der wichtigsten mikrobiellen Stoffflüsse im Tiefseesediment des BIOTRANS-Gebietes und ihre Relation zueinander wurden in Abbildung 68 dargestellt. Nach HONJO & MAGANINI (1993) beträgt der tägliche Sedimentationseintrag im Jahresmittel im BIOTRANS-Gebiet $2740 \mu\text{g POC m}^{-2}$ und $380 \mu\text{g PON m}^{-2}$. Nach MÜLLER & SUESS (1979) werden davon 2% bzw. $55 \mu\text{g C}$ für lange Zeiträume im Sediment eingelagert. Unter Annahme einer 90%igen Veratmung des Materials (LORENZEN et al. 1983; BENDER & HEGGIE 1984; SMITH et al. 1987) werden $269 \mu\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ für neue bakterielle Biomasse verbraucht. Bei einem C/N-Verhältnis der Biomasse von 4,5 fließen $60 \mu\text{g N}$ in diese Sekundärproduktion, so daß von den herabsedimentierten $380 \mu\text{g PON}$ $320 \mu\text{g}$ für Nitrifikationsprozesse zur Verfügung stehen. Da fast alle bekannten nitrifizierenden Bakterien obligat autotroph C fixieren können (BOCK et al. 1991) und die chemolithotrophe Energieausbeute nur 1M CO_2 für 25M Nitrat (aus Ammonium) beträgt, errechnet sich ein poten-

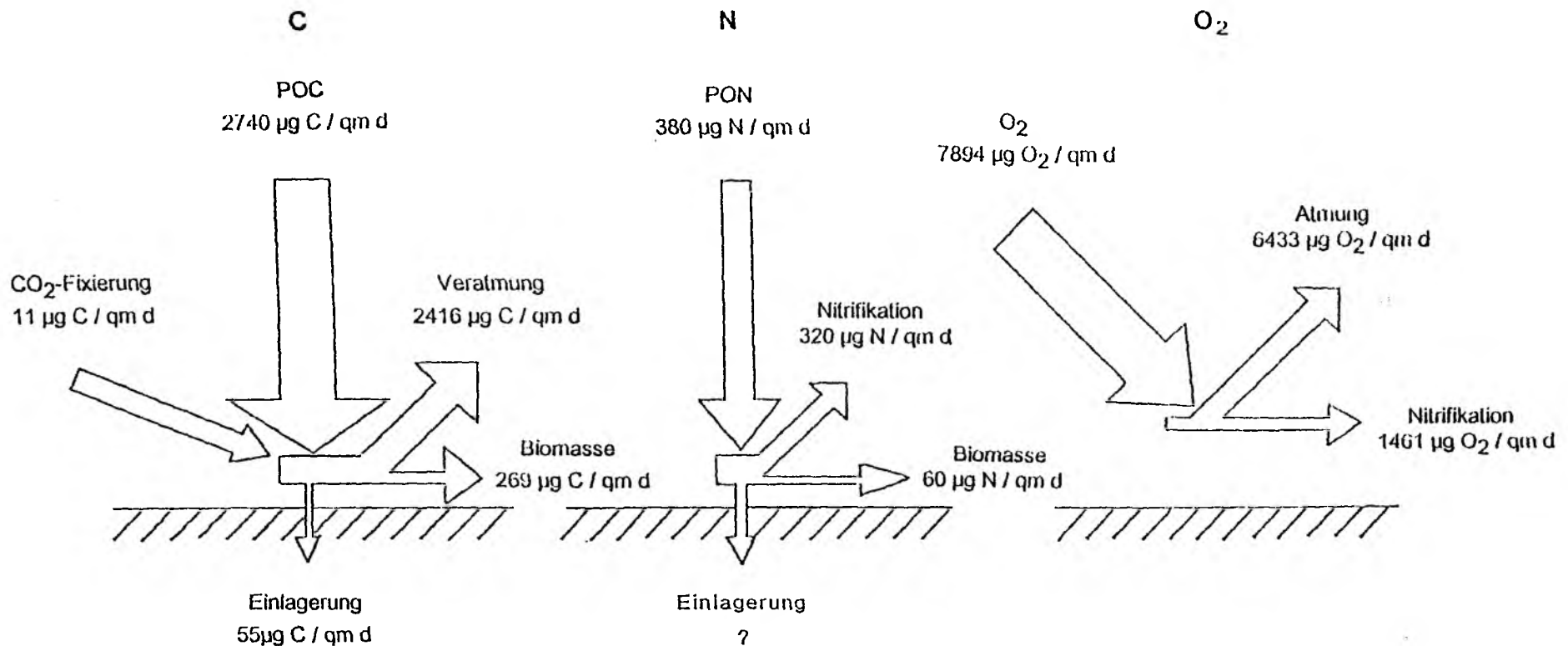


Abbildung 68: Mögliche Größenordnungen und Relationen der mikrobiell getriebenen Stoffflüsse von Kohlenstoff, Stickstoff und Sauerstoff im Sediment des BIOTRANS-Gebiets. Die Daten gehen auf Jahresmittelwerte zurück, die von HONJO & MAGANINI (1993) in Sedimentationsfallen 700m über Grund bei 48°N/21°W gewonnen wurden. Alle anderen Daten sind hiervon abgeleitet.

Biol., 66: 109-120.

- HONJO, S. & S.J. MAGANINI, 1993: Annual biogenic particle fluxes to the interior of the North Atlantic Ocean; studied at 34°N 21°W and 48°N 21°W. Deep-Sea Res. 40: 587-608.
- HOPPE, H.-G., 1983: Significance of exoenzymatic activities in the ecology of brackish water: measurements by means of methylumbelliferyl-substrates. Mar. Ecol. Prog. Ser., 11: 299-308.
- HOPPE, H.-G., 1991: Microbial extracellular enzyme activity: a new key parameter in aquatic ecology. In CHROST, R.J. (ed.), Microbial enzymes in aquatic environments. Springer Verlag, New York, pp. 60-83.
- JGOFS, 1990: Core measurement protocols. Reports of the core measurement working groups. JGOFS-Report No. 6, Kiel, JGOFS-Büro.
- JEFFERY, W.H. & J.H. PAUL, 1988: Underestimation of DNA synthesis by (³H) thymidine incorporation in marine bacteria. Appl. Environ. Microbiol., 54: 3165-3168.
- KING, G.M., 1986: Characterization of β -glucosidase activity in intertidal marine sediment. Appl. Environ. Microbiol. 51: 373-380.
- KÖSTER, M., P. JENSEN & L.-A. MEYER-REIL, 1991: Hydrolytic activity of organisms and biogenic structures in deep-sea sediments. In CHROST, R.J. (ed.), Microbial enzymes in aquatic environments. Springer Verlag, New York, pp. 298-310.
- LAMPITT, R.S., 1992: The contribution of deep-sea macroplankton to organic remineralization: results from sediment trap and zooplankton studies over the Madeira Abyssal Plain. Deep-Sea Res., 39: 221-233.
- LOCHE, K., 1992: Bacterial standing stock and consumption of organic carbon in the benthic boundary layer of the abyssal North Atlantic. In ROWE, G.T. & V. PARIENTE (eds.), Deep-sea food chains and the global carbon cycle. NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 1-10.
- LOCHE, K., H.W. DUCKLOW, M.J.R. FASHAM & C. STIENEN, 1993: Plankton succession and carbon cycling at 47°N 20°W during the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment. Deep-Sea Res.: 40: 91-114.
- LOCHE, K. & O. PFANNKUCHE, 1993: Open ocean benthic-pelagic coupling: cyanobacteria as tracers of sedimenting salp

faeces. Deep-Sea Res. (in press).

- LOCHTE, K. & G. RHEINHEIMER, 1990: Bakterien im Sediment und bodennahen Wasser. In PFANNKUCHE, O., W. BECKMANN, B. CHRISTIANSEN, K. LOCHTE, G. RHEINHEIMER, H. THIEL & H. WEIKERT (eds.), BIOTRANS. Biologischer Vertikaltransport und Energiehaushalt in der bodennahen Wasserschicht der Tiefsee. Ber. Zentrum Meeres- u. Klimaforsch. Univ. Hamburg, 10: 55-77.
- LOCHTE, K. & C.M. TURLEY, 1988: Bacteria and cyanobacteria associated with phytodetritus in the deep sea. Nature, 333: 67-69.
- LORENZEN, C.L., N.A. WELSCHMEYER & A.E. COPPING, 1983: Particulate organic carbon flux in the subarctic Pacific. Deep-Sea Res., 30: 639-643.
- MEYER-REIL, L.-A., 1984: Bacterial biomass and heterotrophic activity in sediments and overlying waters. In HOBBIIE, D.E. & P.J.L. WILLIAMS (eds.), Heterotrophic activity in the sea. Plenum Press, New York, 523-546.
- MEYER-REIL, L.-A., 1986: Measurement of hydrolytic activity and incorporation of dissolved organic substrates by microorganisms in marine sediments. Mar. Ecol. Prog. Ser., 31: 201-206.
- MEYER-REIL, L.-A., 1990: Microorganisms in marine sediments: considerations concerning activity measurements. Arch. Hydrobiol. Beih., 34: 1-6.
- MORIARTY, D.J.W., 1984: Measurements of bacterial growth rates in some marine systems using the incorporation of tritiated thymidine into DNA. In HOBBIIE, J.E. & P.J.L. WILLIAMS (eds.), Heterotrophic activity in the sea. Plenum Publishing Corp., New York, 217-231.
- MÜLLER, P.J. & E. SUESS, 1979: Productivity, sedimentation rate, and sedimentary organic matter in the oceans. I. Organic carbon preservation. Deep-Sea Res., 33: 1347-1362.
- NAGATA, T., 1989: Carbon and nitrogen content of natural bacteria. Appl. Environ. Microbiol., 52: 28-32.
- NOVITSKY, J.A. & R.Y. MORITA, 1977: Survival of a psychrophilic marine vibrio under long-term nutrient starvation. Appl. Environ. Microbiol., 33: 635-641.

- NYFFELER, F. & C.-H. GODET, 1986: The structural parameters of the benthic nepheloid layer in the northeast Atlantic. *Deep-Sea Res.*, **33**: 195-207.
- PARKES, R.J., B.A. CRAGG, J.C. FRY, R.A. HERBERT & J.W.T. WIMPENNY, 1990: Bacterial biomass and activity in deep sediment layers from the Peru margin. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., A*, **331**: 139-153.
- PFANNKUCHE, O., 1990: Makro-, Meiobenthos, Sedimentchemie. In PFANNKUCHE, O., W. BECKMANN, B. CHRISTIANSEN, K. LOCHTE, G. RHEINHEIMER, H. THIEL & H. WEIKERT (eds.), *BIOTRANS. Biologischer Vertikaltransport und Energiehaushalt in der bodennahen Wasserschicht der Tiefsee*. Ber. Zentrum Meeres- u. Klimaforsch. Univ. Hamburg, **10**: 16-51.
- PFANNKUCHE, O., 1993: Benthic response to the sedimentation of particulate organic matter at the BIOTRANS station, 47°N/20°W. *Deep-Sea Res.* **40**: 135-149.
- SCHLEGEL, H.G., 1981: *Allgemeine Mikrobiologie*. Thieme Verlag, Stuttgart.
- SEMENOV, A.M., 1991: Physiological bases of oligotrophy of microorganisms and the concept of microbial community. *Microb. Ecol.*, **22**: 239-247.
- SMITH, K.L. jr., A.F. CARLUCCI, R.A. JAHNKE & D.B. CRAVEN, 1987: Organic carbon mineralization in the Santa Catalina Basin: benthic boundary layer metabolism. *Deep-Sea Res.*, **34**: 185-211.
- THIEL, H., O. PFANNKUCHE, G. SCHRIEVER, K. LOCHTE, A.J. GOODAY, C. HEMLEBEN, R.F.C. MANTOURA, C.M. TURLEY, J.W. PATCHING, & F. RIEMANN, 1988/89: Phytodetritus on the deep-sea floor in a central oceanic region of the Northeast Atlantic. *Biol. Oceanog.*, **6**: 203-239.
- TURLEY, C.M. & K. LOCHTE, 1990: Microbial response to the input of fresh detritus to the deep-sea bed. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* (Global and Planetary Change Section), **89**: 3-23.